This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.

+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.

+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.

+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

Per. 1652
d. 19

Digitized by Google

E. 173. a

C

Per. 1652 d. 19.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Untersuchungen

aus dem

anatomischen Institut

zu

Rostock.

Herausgegeben

von

Professor **Fr. Merkel.**

---

1) Die trophische Wurzel des Trigeminus. Fr. Merkel.
2) Erstes Entwickelungsstadium der Spermatozoiden. Fr. Merkel.
3) Entwickelung der Säugethierniere. B. Riedel.
4) Das postembryonale Wachsthum der Weichtheile. B. Riedel.
5) Technische Notiz. Fr. Merkel.

Rostock.

Stiller'sche Hof- und Universitäts-Buchhandlung.

(Hermann Schmidt.)

1874.

Digitized by Google

Universitäts-Buchdruckerei von Adler's Erben in Rostock.

Digitized by Google

Vorbemerkung.

In dem vorliegenden Bande lege ich den Fachgenossen einige im Laufe des vergangenen Herbstes und Winters in dem hiesigen Institut gearbeitete Aufsätze vor. Andere, welche noch nicht zum vollen Abschluss gediehen sind, sollen vielleicht Ende des Sommersemesters mitgetheilt werden.

In Bezug auf meinen Aufsatz über die trophische Wurzel des Trigeminus habe ich zu bemerken, dass die einleitende Uebersicht zum Theil einer von mir jüngst verfassten Beschreibung des Verlaufes der Augennerven in dem während des Druckes erschienenen Handbuch der Ophthalmologie unter Redaction von Gräfe und Sämisch entnommen ist. Schon bei Bearbeitung dieses Handbuchabschnittes fühlte ich mich von dem Thema so angezogen, dass ich beschloss, es später detaillirt zu untersuchen. Hätte ich freilich wissen können, welche Wichtigkeit diese Wurzel gerade für den Augenarzt hat, so würde ich schon vor einem halben Jahre versucht haben, die Aufgabe zu lösen.

Mit dem Aufsatze über das erste Entwicklungsstadium der Spermatozoiden glaube ich endlich die Frage nach

Digitized by Google

der Herkunft derselben gegen alle Einwürfe sicher gestellt zu haben.

Herrn Dr. Riedel's Arbeiten sah ich mit grossem Interesse entstehen, und es liess mich derselbe so vollständig der Sache folgen, dass ich im Stande bin, seine Beobachtungen im weitesten Umfange zu bestätigen.

Schliesslich komme ich auch der angenehmen Verpflichtung nach, meinen verehrten Herren Collegen Thierfelder und Aubert für Ueberlassung der Fach-Literatur zu danken. Letzterer hatte auch die Güte, mir für meine am Kaninchen vorgenommenen, von Herrn Dr. Riedel aufs Thätigste unterstützten Versuche seinen Czermak'schen Halter zur Verfügung zu stellen.

Rostock, Ostern 1874.

Fr. Merkel.

Digitized by Google

Die trophische Wurzel des Trigeminus.

Von

Fr. Merkel.

Hierzu Taf. I. Fig. 1—6.

Anatomische Untersuchung.

Die Faserbündel, aus welchen sich der N. trigeminus zusammensetzt, kommen von vielen Seiten aus der Substanz des verlängerten Markes zusammen, und es ist so schwierig, aus dem complicirten Gewirre der hier befindlichen Nervenmassen die wirklich zum Trigeminus gehörigen Fasern herauszufinden, dass unter den zahlreichen Arbeiten über Nervenursprünge nicht zwei sind, welche zu vollkommen identischen Resultaten gekommen wären. Es werden unter solchen Umständen die sich aufthürmenden Schwierigkeiten natürlich nicht in kurzer Zeit bewältigt; deshalb behandeln auch die folgenden Zeilen nicht, wie es ursprünglich in meinem Plane lag, den intracerebralen Verlauf des ganzen Trigeminus, sondern sollen sich einstweilen nur mit einem Theil desselben beschäftigen, der bis heute in seiner Zugehörigkeit zum Nervus quintus vollkommen streitig, in seiner Function noch nicht geahnt ist.

Wenn ich zuerst mit kurzen Worten das, was man augenblicklich über den Ursprung des Trigeminus weiss, zusammenstelle, so ist es Folgendes.

Während der Trigeminus schief durch die Gehirnsubstanz aufsteigt, ist die Trennung der Nerven in zwei Portionen noch eine ebenso vollständige, wie beim Austritt aus dem Centralorgan. Die motorische kleinere Portion liegt vor der sensiblen. Sie spaltet

Digitized by Google

sich in mehrere Bündel, und steigt schief medianwärts ziehend durch die Brücke in die Höhe. Zugleich machen die Bündel einen nach vorne convexen Bogen, dessen oberes Ende weiter rückwärts liegt, als seine Eintrittsstelle in die Brücke. Die Bündel der sensiblen Portion, welche sich im Gehirn nicht weiter spalten, sondern nur abplatten, halten denselben median- und rückwärts geneigten Verlauf ein, wie die der motorischen Wurzel. Um ein Bild zu gebrauchen, so stellt die letztere einen median- und rückwärts gelegten Bogen dar, dessen Sehne von der sensiblen Portion gebildet wird.

Jede Wurzel tritt nun in einen Kern ein. Die Gegend, in der diese Zellengruppen liegen, befindet sich unter dem Boden des vierten Ventrikels in dem Theil der Medulla oblongata, welcher sich von der Fovea anterior bis nach vorne an die hintere Spitze des Locus coeruleus erstreckt, und zwar liegen hier die Kerne unter dem Winkel, welchen der Boden des Ventrikels mit dem Beginne der Decke bildet.

Der erste dieser Kerne, welcher die sensible Wurzel aufnimmt, liegt noch ziemlich tief im Innern der Gehirnsubstanz, in gerader Linie etwa 3—4 Mm. von dem genannten Winkel der Oberfläche des Ventrikels entfernt. Seine Zellen sind klein und liegen in einer nicht ganz unbedeutenden Menge der granulirten Substanz, welche durch das ganze Gehirn allen freien Raum ausfüllt. Die Zellen zeichnen sich nur wenig vor den zwischen den Bündeln der Brücke überall eingestreuten kleinen Ganglieninseln aus, und nur dadurch, dass sie in einer etwas grösseren Menge zusammenliegen, erkennt man sie als besonderes Ganglion. Oft fehlt auch dies letztere Kriterium theilweise oder vollständig und das Ganglion spaltet sich in mehrere kleine Theile.

Der Kern der motorischen Wurzel liegt etwas höher als derjenige der sensiblen, median- und vorwärts von diesem. Auf dem Frontalschnitt erscheint er als ein runder Körper. Er enthält ziemlich grosse Ganglienzellen mit vielen nach allen Seiten gerichteten Fortsätzen. Aus einem engen Gewirre starker Fasern, welches ihn ausserdem erfüllt, entwickeln sich die motorischen Wurzeln.

Rechnet man nun noch die von beiden Wurzeln zur Kreuzung nach der Mittellinie ziehenden Fasern und die von der sensiblen Wurzel rückwärts umbiegenden Bündel hinzu, so ist dasjenige zusammengestellt, was einigermasseu übereinstimmend von den verschiedenen Untersuchern geschildert wird.

Digitized by Google

Ohne die vielen Zuzüge, die von allen möglichen und unmöglichen Seiten noch herkommen sollen, weiter zu discutiren, wende ich mich sogleich zu der noch streitigen nach vorne umbiegenden Wurzel, welcher die folgenden Zeilen gewidmet sein sollen.

Dieselbe ist lange gekannt und wurde schon von Stilling[1]) beschrieben und trefflich abgebildet. Allein es fehlen ihm zwei Stücke der Wurzel an beiden Enden, und so kommt es, dass er nur den hinteren, kleinen Theil richtig erkennt, während er den bei weitem grösseren vorderen dem N. trochlearis zutheilt. Er sagt[2]): „Ausser den bereits beschriebenen Fasern, welche als zum N. Trigeminus gehörig betrachtet werden müssen, zeigt sich auf den durch den Locus coeruleus fallenden Querabschnitten noch eine andere Faserabtheilung, die dicht vor dem Locus coeruleus beginnt, und sich gerade von hinten nach vorne zwischen den oberen Trigeminuskern und die gelatinöse Substanz begiebt — —. Der Ursprung dieser Fasern ist mir noch nicht klar geworden." Eine Vergleichung seiner Tafeln VI. und XVII. lässt keinen Zweifel, dass er die nach vorne umbiegende Wurzel vor sich hatte, er zeichnet sogar eine Gruppe der für dieselbe so charakteristischen blasigen Ganglienzellen. Weiter unten sagt Stilling dann weiter: „Innerhalb der Substantia nigra, gleichsam von ihr eingeschlossen, verläuft durch die sämmtlichen, höheren Schichten dieser Ponsabtheilung ein eigenthümliches Bündel von Längsfasern, das ein wenig schräg von unten nach oben und von vorn nach hinten geht. Dieses Bündel erscheint auf Querschnitten bis zu den oberen Schichten des oberen Trigeminuskernes hinabgehend, resp. von letzterem entspringend. Dasselbe ist in Beziehung auf seinen Ursprung, nicht aber in Hinsicht seiner Endigung in den Schichten dieser Abtheilung klar. Auf Querdurchschnitten zeigt es sich halbmondförmig, die Convexität nach innen zu gewandt. Es endigt peripherisch als Theil des Nerv. trochlearis."

Dieser Darstellung schlossen sich im Wesentlichen alle folgenden Untersucher an, bis endlich Meynert[3]) dieselbe für unrichtig erklärte und den fraglichen Nervenstrang für den Trigeminus reclamirte. Er sagt von dem halbmondförmig erscheinenden Bündel am Schlusse seiner Betrachtung: „Dieser Halbmond ist demnach

[1]) Stilling, Untersuchungen über den Bau des Hirnknotens. Jena 1846.
[2]) l. c. p. 48.
[3]) Studien über die Bestandtheile der Vierhügel etc. Ztschr. f. wiss. Zool. 17. Bd. 1867, p. 655.

Digitized by Google

keine Wurzel des vierten Paares. Das vierte Paar besitzt nur die von Stilling beschriebene vordere, nur die eine Wurzel. Die Fasern des halbmondförmigen Querschnittes in der Seitenwand des vierten Ventrikels sind eine Quintuswurzel, welche aus den genannten, von mir bis in die Gegend des oberen Zweihügels verfolgten grossen Zellen entspringt."

Die beiden nach Meynert diesen Gegenstand noch bearbeitenden Forscher, Stieda und Henle, erklären sich gegen Meynert wieder für die Stilling'sche Ansicht. Der erstere sagt[1]): „Meynert leitet den N. trochlearis von einem Zellenhaufen her, welchen ich mit Stilling als Oculomotoriuskern ansehe, während er die blasigen Zellen meines Trochleariskernes als Ursprungsstätte des Trigeminus bezeichnet. Hier ist also noch ein bedeutender Widerspruch zu lösen."

Henle[2]) beschreibt den Nervenstrang mit halbmondförmigem Querschnitt wie Stilling, als hintere Trochleariswurzel und bildet in seiner Fig. 170 diesem Bündel angehörige Zellen als dem vierten Hirnnerven eigen ab.

Trotz dieser von so gewichtigen Seiten ausgehenden gegentheiligen Angaben muss ich doch Meynert vollständig Recht geben, und kann seine Beobachtung in jeder Hinsicht bestätigen.

Die Gründe, welche so viele Forscher bewogen, die vordere Wurzel des Trigeminus dem Trochlearis zuzuzählen, liegen, wie ich glauben muss, vor Allem darin, dass die Fasern dieses Nervenstranges ausserordentlich stark sind, und deshalb eher als solche des Trochlearis imponiren. Ist ja doch dieser Nerv ganz besonders durch die Stärke seiner Fasern ausgezeichnet. Dann aber sind noch einige irreführende Eigenthümlichkeiten des Verlaufes dieser Wurzel an der Verwechselung schuld, deren in der jetzt folgenden genaueren Beschreibung derselben gedacht werden soll.

Die bemerkenswertheste Eigenschaft der vorderen Trigeminuswurzel, die bei der Untersuchung stets als ein sicherer Leitfaden dienen kann, ist die, dass die zugehörigen Ganglienzellen gruppenweise zur Seite des Bündels liegen, die meisten medial davon, nur wenige lateral. Ausserdem sind die Zellen selbst noch daran sehr leicht zu erkennen, dass sie ein eigenthümlich blasiges Aussehen

---

[1]) Stieda. Ueber den Ursprung der spinalartigen Hirnnerven. Sptdrck. aus d. Dorpater medicin. Zeitschr. II. Bd. 1873.

[2]) Handbuch der systemat. Anatomie. III. Bd. 1873.

Digitized by Google

haben, wodurch sie bedeutend gegen die übrigen Zellen der Trigeminuswurzeln abstechen.

Da man von einem eigentlichen Kern wegen der gruppenförmigen Anordnung der Zellen nicht reden kann, so musste man die einzelnen Bündelchen so weit nach dem centralen Ende verfolgen, als es möglich war, und dies ist von Meynert[1]) fast vollständig geschehen. Er hat richtig erkannt, dass sie im oberen Vierhügel am „äussersten Saum des Grau um den Aquaeductus Sylvii von Häufchen grosser, blasenförmiger Zellen entspringen und nach und nach eine Kette von Bündelquerschnitten (?) formiren, welche der Aussenseite des dickrandigen Rohres der Wasserleitung in einem flachen Bogen geordnet anliegen".

Ich könnte nun eine neue Beschreibung gänzlich unterlassen, wenn Meynert nicht einige wichtige Details entgangen wären; und ich hoffe dabei, wie er[2]), „nicht zu jenen Arbeitern gezählt zu sein, die auf dem Felde fremden Ruhmes Nachlese halten", besonders da ich ausserdem leider in der Lage bin, des genannten Forschers Erklärung der functionellen Bedeutung dieser Wurzel nicht anerkennen zu können.

Um den Aquaeductus Sylvii also, an der Grenze zwischen der ihn umgebenden gelatinösen Substanz und der Masse der eigentlichen Vierhügel, findet man die ersten Spuren der Wurzel. Hat man das Glück gehabt, einen Flächenschnitt dieser ausnehmend dünnen Schichte zu erhalten, so sieht man, dass allenthalben kleine Gruppen von 4—6 starken Fasern liegen, welche sich in den Bahnen von Bündeln befinden, die aus feinsten Fasern bestehen.

Je höher man auf den Gipfel der Vierhügel hinaufrückt, resp. sich der Mittellinie nähert, um so mehr nehmen die feinen Fasern überhand, bis sie zuletzt in der Mittellinie angelangt, gar keine stärkeren mehr beigemischt enthalten. Auf Frontalschnitten kann man sehen, dass diese Bündel sich hier mit denen der anderen Seite kreuzen, und dass sie schliesslich in die Substanz der eigentlichen Vierhügel einstrahlen, wo sie sich verlieren.

Die Entstehung der grobfaserigen Bündel aus den feinfaserigen geschieht durch Vermittelung der überall zerstreut liegenden blasigen Ganglienzellen, in der Art, dass an der centralen Seite der Zelle eine feine Faser eintritt, während aus der peripherischen

---

[1]) Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig. 1872. II. Bd.
[2]) Zeitschr. f. wiss. Zool. l. c. p. 679.

Digitized by Google

Seite derselben eine grobe Faser entspringt (Fig. 1). Die letztere ist oft weit über das Gesichtsfeld hin in den beschriebenen Bündeln zu verfolgen, oft aber fehlt sie auch scheinbar, wenn die Schnittführung für die betreffende Zelle ungünstig war. — Gewöhnlich finden sich die an dem einen oder dem anderen Pol mit einer Anhäufung hellgelben Pigmentes versehenen Zellen der Seite der Faserbündel dicht angelagert, liegt aber einmal eine solche isolirt, dann schliesst sich ihr starker peripherischer Fortsatz, einen grösseren oder kleineren Bogen beschreibend, an ein Bündel an. Sehr lehrreich sind auch die nicht häufigen Fälle, bei denen die Fortsätze umgekehrt liegen, wo die feine Faser von der peripherischen Seite her eintritt und die starke nach der centralen Seite hin die Zelle verlässt. Es ändert sich hierdurch das wirkliche Verhältniss gar nicht, sondern nach kurzem centripetalem Verlaufe biegt die starke Faser im Bogen um und läuft nun doch nach der Peripherie weiter. Diese Verhältnisse der Zellen der vorderen Trigeminuswurzel bleiben sich gleich, so weit sie überhaupt vorkommen, und man kann demnach als sicher hinstellen, dass dieselben nur zwei Fortsätze besitzen, von denen der centrale fein, der peripherische stark ist.

Sehr merkwürdig und beachtenswerth ist ferner die Thatsache, dass man hier zwei Axencylinderfortsätze vor sich hat, während bis jetzt an allen Ganglienzellen der Centralorgane, wo er überhaupt vorkommt, nur ein einziger beobachtet ist. Für die neuerdings wieder angeregte Frage von der Bedeutung der Ganglienzellen überhaupt aber scheint die eben gegebene Darstellung von Wichtigkeit zu sein, indem dadurch die von mir schon an anderer Stelle[1]) für einen speciellen Fall ausgesprochene Ansicht, dass die bipolaren Nervenzellen dazu dienen, eine dünne Nervenfaser zu verstärken, unterstützt wird. Dass diese von mir einer Anzahl von Ganglienzellen vindicirte Function allgemeinere Bedeutung hat, beweist ein Blick auf die stäbchenförmigen Endorgane der Sinnesnerven. In der Retina, wo in den Verlauf der Nervenfasern drei kernhaltige Anschwellungen eingeschaltet sind (Ganglienzellen-, innere Körner- und äussere Körnerschicht), ist nach meinen Beobachtungen, die von M. Schultze[2]) bestätigt und erweitert wurden, das verdickte Austreten der Nervenfaser an jeder einzelnen Zelle

[1]) Macula lutea des Menschen. Leipzig 1869.

[2]) Stricker's Handbuch, Artikel: Retina.

Digitized by Google

nachzuweisen. Jedes Präparat zeigt ferner, dass auch in den Endigungen der Geschmacksnerven und der Riechnerven das Kaliber der Faser verstärkende Zellen eingeschaltet sind[1]). — Das ausnahmslose Vorkommen in der Vierhügelwurzel des Trigeminus beweist nun, dass nicht allein in den Sinnesnerven und der äussersten Peripherie solche verstärkende Ganglienzellen vorkommen, sondern dass sie auch im Centralorgan und im Verlauf eines Nervenstranges, der mit der Sinneswahrnehmung weiter nichts zu thun hat, existiren.

Dass in die Zellen der vorderen Trigeminuswurzel notorische Nervenfasern vom Centrum her einmünden, spricht sehr schlagend für die Ansicht Max Schultze's[2]), dass die Ganglienzellen nicht als Centralorgane angesehen werden dürfen, sondern nur Durchgangsstationen der Nervenfasern darstellen. Wenn es mir auch für diesmal nicht gelungen ist, die Herkunft der in die beschriebenen blasigen Zellen eintretenden feinen Nervenfasern zu ermitteln, so bietet doch gewiss keine andere Stelle des Gehirns bessere Chancen, diese Frage einer Lösung entgegenzuführen.

Nach dieser durch die Verhältnisse gebotenen Abschweifung wende ich mich zu dem eigentlichen Thema, zur Verfolgung der Wurzel nach der Peripherie hin, zurück. Die Fasern laufen, stets der Grenze der centralen gelatinösen Substanz folgend, abwärts, bis sie dicht über dem vereinigten Oculomotorius- und Trochlearis-kern angelangt sind. Von hier aus steigen sie, an der lateralen Seite der Wurzelbündel des vierten Hirnnerven gelegen, schief durch das Gehirn auf. Sie halten sich genau an den Verlauf der Wurzel und kommen ihr oft so nahe, dass es stärkerer Vergrösserungen bedarf, um auf schiefen Frontalschnitten an manchen Stellen zu constatiren, dass die beiden Faserzüge nicht zusammengehören. An der Grenze von Vierhügel und Velum medullare biegen dann die Fasern der Trigeminuswurzel nach hinten um, ganz dicht unter dem das Gehirn verlassenden Trochlearis liegend. Diese Stelle ist es, an welcher alle Untersucher mit Ausnahme von Meynert den Zusammenhang verloren. Ich glaube dies leicht dadurch erklären zu können, dass man stets den Schwerpunkt in Frontalschnitte legt, während solche gerade an dieser Stelle, wo

[1]) Meine Präparate lassen es nicht mit wünschenswerther Sicherheit entscheiden, ob sich auch die Endorgane des Acusticus in gleicher Weise verhalten.

[2]) Observationes de structura cellularum fibrarumque nervearum. Programm. Bonn 1869.

Digitized by Google

sie den Verlauf des N. trochlearis so schön überblicken lassen, für die Vierhügel-Wurzel des Trigeminus gar nichts leisten, indem man hier keinen geschlossenen compacten Nervenstrang findet, sondern eine Reihe ganz kleiner Bündelchen, ja selbst einzelner Fasern vor sich hat, welche sich auf dem Querschnitt und Schiefschnitt, den ja die erwähnten Präparate zeigen, nur mit grösster Aufmerksamkeit verfolgen lassen. Es ist desshalb nöthig, der Medianlinie parallele Sagittalschnitte und dem Boden des vierten Ventrikels gleichlaufende Flächenschnitte zu Hülfe zu nehmen. Besonders die ersteren geben die schönsten und überzeugendsten Bilder, und ich füge in Fig. 3 die Skizze einer solchen bei. Es verlaufen hier die eben in die Schnittebene eintretenden Bündel bis in die Höhe der querdurchschnittenen Trochlearisbündel (IV) ziemlich regellos durcheinander, und erst unterhalb der letzteren vereinigen sie sich zu einem regelmässigen, hier und da durch kleine Ganglienzellengruppen charakterisirten Strang, dessen tiefstliegende Faserzüge noch die dunklen Zellen des Locus coeruleus eingesprengt zeigen. Das Nervenbündel hat hier schon seinen halbmondförmigen Querschnitt angenommen und braucht nun in seinen gröberen Formen bis Ende des Locus coeruleus herab keine Beschreibung weiter.

Es war an den halbmondförmigen Bündelquerschnitten aber noch die Lösung der Frage vorzunehmen, ob auch die Nervenfasern, schon ehe sie in Ganglienzellen eintreten und sich dadurch verstärken, mit der Wurzel verlaufen, oder ob sie von anderen Seiten herbeikommen. An Schnitten aus verschiedenen Höhen ist mit voller Sicherheit zu sehen, dass eine beträchtliche Menge feiner Fasern an der lateralen Seite des Bündels befindlich ist. Je weiter nach unten, um so weniger zahlreich werden die feinen Fasern, so dass sich am unteren Ende des Locus coeruleus das Bild, welches von dem Verlaufe innerhalb der Vierhügel entworfen wurde, geradezu umgekehrt hat; es sind nun den zahlreichen groben Fasern nur wenige feine beigemischt. Hieraus darf wohl geschlossen werden, dass der Strang auf seinem Weg von den Vierhügeln an keine neuen Fasern aufnimmt, sondern seine Verstärkung nur dadurch erreicht, dass sich seine feinen Fasern allmählig durch das Passiren einer Ganglienzelle zu groben umwandeln. Ist die Wurzel über dem Kern der motorischen Wurzel angekommen (Fig. 4 mk), dann wendet sie sich in einer knieförmigen Biegung dicht an seiner hinteren Seite vorbeistreichend nach unten. An dieser Stelle liegt noch eine letzte etwas grössere Anhäufung von Ganglienzellen, durch

Digitized by Google

die alle noch übrigen feinen Fasern zu groben umgewandelt werden. Nun spaltet sich die Wurzel in eine Anzahl von Bündeln (tr), und diese treffen dann in ihrem Verlauf auf die vorderen Bündel der sensiblen Wurzel (s) oder wenn ich es richtiger ausdrücken soll, die sensiblen Bündel biegen in den Verlauf derjenigen der Vierhügelwurzel um. In welcher Weise dies zu Stande kommt, zeigt die Fig. 2. Es ist in derselben die in Fig. 4 mit * bezeichnete Stelle bei stärkerer Vergrösserung und detaillirt ausgeführt. Man sieht hier, wie sich, von hinten herkommend, die sensiblen Bündel (s) sammeln und in die Bahn der grobfaserigen vorderen Wurzel (tr) einbiegen. Eine nur kurze Strecke weiter nach dem Austritte aus dem Gehirn hin haben dann die sensiblen Bündel die Oberhand gewonnen, die Vierhügel-Fasern vermischen sich vollständig mit ihnen, und es sieht auf den ersten Blick aus, als sei aus dem grobfaserigen Bündel ein feinfaseriges entstanden. Erst bei genauerer Betrachtung mit stärkeren Linsen zeigt sich, dass die groben Fasern noch allenthalben den feinen beigemischt sind. Die weiter hinten gelegenen, sensiblen Bündel erhalten, wie dies schon aus Fig. 4 hervorgeht, keine Beimischung aus der Vierhügel-Wurzel.

Somit wäre denn die Vereinigung mit der sensiblen Wurzel erreicht, und Meynert scheint ganz in seinem Rechte zu sein, wenn er die Vierhügel-Wurzel „sensorisch" nennt. Allein einige Eigenschaften der Wurzel mahnen doch zur Vorsicht.

Es müsste sehr merkwürdig erscheinen, dass eine Wurzel, die in ihrer definitiven Form ganz ausschliesslich aus starken Fasern besteht, sensibel sein sollte, wo doch die unbestritten sensiblen Fasern des Trigeminus ganz besonders fein sind. Auch die Zellen, durch welche die Fasern durchtreten, erscheinen als besondere Gattung. Die grossen kernförmigen, fortsatzreichen Zellen des motorischen Kernes, sowie die ganz kleinen auf Fig. 2 abgebildeten sensiblen Zellen lassen sich mit den beschriebenen durchaus nicht in Zusammenhang bringen.

Meynert glaubt ihre sensible Natur dadurch zu erweisen, dass er in seinen Studien (Ztschr. f. w. Z.) sagt: „Sie nähern sich demnach durch Grösse, Gestalt und Zahl der Fortsätze den sensorischen Zellen der Spinalganglien." Wenn es auch nicht zu verkennen ist, dass die fraglichen Zellen eine grosse Aehnlichkeit mit denen der Spinalganglien zeigen, so ist es doch vorerst noch nicht erlaubt, anzunehmen, dass sie functionell gleichwerthigen Fasern angehören, ebensowenig, wie man daran denken würde, allen doppeltconturirten

Digitized by Google

Fasern von gleicher Stärke und gleichem Ansehen auch gleiche Thätigkeit zuzuschreiben. Es ist auch gar nicht einzusehen, warum Meynert die Zellen der Spinalganglien sämmtlich sensibel sein lässt, denn sollen wir alle Zellen, die den Zellen der Spinalganglien ähnlich sehen, sensibel nennen, so müssen wir auch die Zellen der sogenannten sympatischen Ganglien und die der Drüsenganglien z. B. in der Submaxillaris für „sensorisch" erklären. Dies möchte denn doch nicht mit Erfolg durchzuführen sein, und mit demselben Rechte, mit dem Meynert diese Zellen sensorisch nennt, kann Jacubowitsch[1]) „die Zellen, die in den Spinalganglien des Rückenmarks, im Ganglion Gasseri des Trigeminus und in der hufeisenförmigen Commissur der Corpora quadrigemina vorkommen" — es sind letztere die Zellen der in Rede stehenden Vierhügelwurzel — als sympathische zusammenfassen.

Es scheint vielmehr geboten, aus der Form der Ganglienzellen jür jetzt noch keine allgemeineren Schlüsse für die Function der Nervenfasern, in deren Verlauf sie eingeschaltet sind, zu präjudiciren, sondern sich mit dem allgemeineren morphologischen Resultat genügen zu lassen, dass sie im Stande sind, den Nervenfasern einen grösseren Querschnitt zu ertheilen.

Konnte man aber aus der Form der Zellen nicht auf die Function der Wurzel schliessen, so musste die physiologische Untersuchung herbeigezogen werden, und deren Ergebnisse sollen in den folgenden Zeilen dargestellt werden.

Physiologische Untersuchung.

Die Kenntnisse, welche wir heute von der Thätigkeit des Trigeminus haben, fasst Hermann in seinem Grundriss der Physiologie folgendermassen zusammen:

„Seine sensiblen Fasern vermitteln die Empfindung fast am ganzen Kopf. Ein Theil seiner Fasern scheint zu den Geschmacksnerven zu gehören. — Seine motorischen Fasern versorgen die Kaumuskeln; endlich die Gefässmuskeln der Arterien in der Con-

[1]) Mittheilungen über die feinere Structur des Gehirns und Rückenmarks. Breslau 1857.

Digitized by Google

junctiva und Iris („vasomotorische Fasern"; dieselben sind jedoch vermuthlich sympathischen Ursprungs). — Ferner enthält er secretorische Fasern".

In der Anmerkung folgt ferner: „dem Trigeminus werden auch „trophische Fasern" zugeschrieben, namentlich für den Augapfel, der nach Durchschneidung des Trigeminus (in der Schädelhöhle) entzündet und zerstört wird".

Diese trophischen Fasern liegen nun nach Meissner[1]) und Schiff[2]) an der medialen Seite des ersten Astes des Trigeminus, bei Kaninchen des vereinigten, erst später getrennten ersten und zweiten Astes.

Eine Vergleichung des Verlaufes der Vierhügel-Wurzeln des Trigeminus beim Menschen ergab das Resultat, dass jedenfalls eine vollständige Verfolgung derselben, wenn sie überhaupt möglich wäre, zeigen müsste, dass an der medialen Seite der sensiblen Portion des Nerven der Austritt aus dem Gehirn erfolgt.

Ich nahm nun aber, um die Anatomie des gebräuchlichsten Versuchsthieres kennen zu lernen, eine genaue mikroskopische Untersuchung der in Rede stehenden Wurzel des Trigeminus beim Kaninchen vor. Die oberen Theile verhielten sich genau so, wie beim Menschen, zu meinem grössten Erstaunen zeigte sich aber das Verhalten bei der knieförmigen Umbiegung ganz anders. Die Wurzel umzieht noch, wie beim Menschen, in engem Bogen den motorischen Kern (Fig. 5), biegt dann aber nicht in den Verlauf der sensiblen Fasern ein, sondern schliesst sich der motorischen Portion an. Ganz dicht vor dem Austritt aus der Brücke aber liegen beide Portionen so innig an einander, dass es unmöglich ist, eine Grenze zwischen der sensiblen und der vereinigten Vierhügel- und motorischen Wurzel zu ziehen. Nur soviel ist mit voller Sicherheit zu constatiren, dass eine Anzahl von den starken Fasern der vereinigten Wurzel auf unzweifelhaft sensibles Gebiet übertritt. Noch besser als an Frontalschnitten, wie der in Fig. 5 dargestellten, kann man an Querschnitten des Nerven, die gerade durch die Austrittsstelle gelegt sind, sehen, dass grössere Bündel der vereinigten Wurzel auf die sensible übertreten.

Wenn es nun natürlich auch nicht möglich ist, durch Verfolgung der einzelnen Fasern zu beweisen, dass die Bündel, welche

---

[1]) Zeitschr. f. rat. Med. XXIX. Bd. 1867.

[2]) ebenda.

Digitized by Google

sich beim Austritt der sensiblen Portion anlegen, der Vierhügelwurzel angehören, so ist dies doch so wahrscheinlich, dass man es als gewiss gelten lassen darf. Denn erstens kann man die der Vierhügelwurzel angehörigen Fasern in der That eine beträchtliche Strecke an der der sensiblen Wurzel zugewandten Seite der vereinigten Wurzel verfolgen — und würden die Fasern weiter unten aus der einmal eingeschlagenen Richtung abweichen, so würde man dies an Frontalschnitten, wie der gezeichnete, oder an Sagittalschnitten bemerken müssen, was nicht der Fall ist —. Zweitens aber ist es das verschiedene Verhalten beim Menschen und beim Kaninchen, welches für die gemachte Annahme sehr beweisend ist. Denn beim Menschen verläuft die in Frage stehende Wurzel mit den medialen vorderen Bündeln der sensiblen Wurzel nachweisbar durch die Brücke nach aussen, beim Kaninchen schliessen sich derselben medialen Seite der sensiblen Portion dicht vor dem Austritt Fasern an, welche man für nichts andres halten kann, als für die Bündel der Vierhügel-Wurzel, und so wird es gewiss nicht zu kühn sein, wenn ich es für bewiesen annehme, dass die an der medialen Seite der austretenden sensiblen Portion liegenden Fasern der Vierhügelwurzel angehören.

Dieses Resultat konnte nun wohl die Vermuthung rechtfertigen, dass man in den von Meissner und Schiff an der medialen Seite des Nerven beobachteten Fasern die Fortsetzung der Vierhügelwurzel des Trigeminus vor sich habe, allein die Mehrzahl der Versuche war so angestellt, dass man den Nerven durchschnitten hatte, erst nachdem er das Ganglion semilunare passirt hatte. Wenn es schon durch Flächenschnitte des Nerven zu constatiren ist, dass die den medialen Rand bildenden Faserbündel ihre Verlaufsrichtung nicht ändern, und dass im Ganglion die Nervenzellen diesen Rand nicht erreichen, so ist doch die Strecke eine zu weite, um noch einigermassen sichere Schlüsse zu erlauben. Besondere Vorsicht für Aufstellung weitergehender Hypothesen geboten auch die Ansichten, zu denen einige Forscher durch ihre Beobachtungen gekommen sind. Cl. Bernard[1]) sagt sehr bestimmt: „Il est donc permis de penser que ces désordres de nutrition sont en rapport avec la lésion du ganglion.“ Auch Samuel[2]) glaubt es auf das

[1]) Leçons sur la physiol. et la pathol. du sytème nerveux. Paris 1858, II. Bd., p. 61.

[2]) Die trophischen Nerven. Leipzig 1860, p. 330.

Digitized by Google

Schlagendste bewiesen zu haben, dass die trophischen Nerven in Ganglien ihren Ursprung nehmen, die ausserhalb der grossen Centralorgane des Nervensystems liegen.

Die neueren physiologischen und pathologischen Handbücher stimmen ebenfalls darin überein, dass die Fasern, deren Durschneidung die Augenentzündung zu Stande kommen lässt, erst im Ganglion Gasseri oder gar unterhalb desselben zum Nerven kämen [1]).

Nur durch die allein sichere Methode der Nervenzerstörung oberhalb des Ganglions konnte eruirt werden, ob die trophischen Fasern schon im Nerven enthalten sind, ehe er das Ganglion bildet. Die Aufzeichnungen der Literatur und so gut es ging, eigene Beobachtungen mussten diese Fragen entscheiden.

Um zuerst mit dem Menschen zu beginnen, so folgt nun eine ganz kurze Zusammenstellung einer Reihe von Fällen pathologischer Zerstörung des Trigeminus. Natürlich konnten nur solche Krankengeschichten aufgenommen werden, bei denen der Sectionsbefund bewies, dass die Desorganisation das Ganglion überhaupt nicht erreichte, die also nur den Verlauf des Nerven im Gehirn oder von da bis zum Felsenbein betreffen. Nur der erste Fall betrifft auch eine Erkrankung des Ganglion mit, er wird desshalb angeführt, weil er anzudeuten scheint, dass auch beim Menschen die für die Entzündung des Auges wichtigen Fasern an der medialen Seite des Nerven liegen.

1. Serres [2]). Entzündung und Unempfindlichkeit des Auges. — Ganglion Gasseri grüngelb, geschwollen, von Flüssigkeit durchtränkt; nach Innen war die Portion des Ganglions, von welcher der N. ophthalmicus abging, roth und injicirt. Die inneren Bündel hinter dem Ganglion waren matter weiss als die äusseren. Das Hirnende des Nerven war gelb und erweicht, und diese gelbe Masse konnte etwa 2 Linien tief in den Pons hinein verfolgt werden.

2. Mohr [3]). Anaesthesie der linken Gesichtshälfte; purulente Ophthalmie des linken Auges. — Taubeneigrosse Geschwulst an der linken Seite der Basis mit Compression des Pons, der linken

---

[1]) Vergleiche: Hermann, Grundriss der Physiologie, 2. Aufl., p. 298. — Hasse, Krankheiten des Nervensystemes. Erlangen 1869, § 137, p. 110. — Eulenburg, Nervenkrankheiten, Berlin 1871, p, 93, oben.

[2]) Citirt bei Schiff, Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems mit Berücksichtigung der Pathologie. Frankfurt a./M. 1855, p. 55 f.

[3]) Citirt bei Friedreich, Beiträge zur Lehre von den Geschwülsten innerhalb der Schädelhöhle. Würzburg 1853, p. 81.

Digitized by Google

Kleinhirnhemisphäre und zum Theil auch der Medulla oblongata. Compression des linken N. V., VII., VIII., IX., X., XI.

3. Alison[1]). Auge oft Sitz heftiger Entzündung mit Verdunkelung der Hornhaut. Gänzliche Zerstörung des Auges. Lähmung im ganzen Gebiet des Trigeminus. — Der Nerv war bis hinter das Ganglion verfolgt noch von recht dichter Textur; weiter nach oben aber war er sehr erweicht und an seiner Vereinigungsstelle mit dem Pons schien von ihm nichts mehr als die Hüllen übrig geblieben zu sein.

4. Biermer[2]). Schielen. Entzündung des rechten Auges. Pupillen verengert. — An der oberen Partie des Wurmes haselnussgrosser, grüngelblicher, fester Tumor, ein anderer derselben Natur, wie ein Hanfkorn im Thalamus opticus. Ein ähnlicher in dem rechten unteren Lappen des Kleinhirns.

5. Stanley[3]). Empfindung und Bewegung der linken Antlitzhälfte gänzlich erloschen. Gänzliche Desorganisation des Auges. — In der linken Seite des Tuber annulare eine Geschwulst, welche den Anfang des V. und VII. Nerven gegen die Schädelbasis hin zusammendrückte.

6. Lombroso[4]). Bindehaut injicirt. Hornhaut trübe. Vollständige Anaesthesie der linken Kopfhälfte. — Oberhalb und hinter dem Pons ein haselnussgrosser Tumor, sich ausdehnend von der rechten Seite des Pons bis zur unteren und äusseren Oberfläche des entsprechenden Kleinhirnschenkels.

7. Friedreich[5]). Bei Aufnahme ins Spital Hyperaesthesie des linken Trigeminus. Injection der Conjunctiva. 61 Tage später Steigerung dieser Symtome. 5 Tage später Tod. Die Kaumuskeln reagiren während des ganzen Leidens normal. — Bei der Section findet sich im linken Crus cerebelli ad pontem eine im Allgemeinen etwa haselnussgrosse Anhäufung von kleinen sarcomatösen Geschwülsten, die eine grau durchscheinende, ziemlich gleichmässige Beschaffenheit haben und von einem sehr gefässreichen, ödematösen Bindegewebe umgeben werden; die umliegende Marksubstanz, besonders gegen des Kleinhirn hin, erweicht und ziemlich stark injicirt. Der gerade an der Stelle der Geschwulst hervortretende linke N. trige-

[1]) Schiff l. c. p. 98.
[2]) Ladame, Hirngeschwülste. Würzburg 1865. Nr. 331.
[3]) Samuel l. c. p. 222.
[4]) Ladame l. c., Nr. 121.
[5]) Friedreich l. c. p. 18.

Digitized by Google

minus schien plattgedrückt und im Zustande röthlicher Erweichung; an den übrigen Nervenstämmen der Basis keine Veränderung.

8. Montault[1]). Prosopalgie. Convulsivische Bewegungen des rechten Auges; Injection der Conjunctiva dieses Auges, dessen Hornhaut trübe ist. — Nussgrosser Tumor an der Basis nahe am oberen Rand des Felsenbeins; V., VII. und VIII. Paar abgeplattet.

9. Friedreich[2]). Anaesthesie der linken Gesichtshälfte. Die Conjunctiva des l. Auges ist zu Zeiten von einer blenorrhoischen Entzündung heimgesucht. — An der linken Seite des Sella turcica hinter dem Processus clinoideus, befindet sich eine taubeneigrosse, von der Dura mater ausgehende Geschwulst (Sarcom), welche den Pons und die Medulla oblongata nach rechts hinüberdrängt, so dass letztere einen ganz gewundenen Verlauf zeigt. Der linke N. trigeminus, der gerade über den Tumor hinwegläuft, ist zu einer dünnen, bandartigen Lamella atrophirt. Nr. VII. und VIII. derselben Seite ebenfalls, aber in geringerem Grade atrophisch.

10. Gairdner und Haldane[3]). Convergentes Schielen links, Conjunctiva derselben Seite ist gefühllos. Facialislähmung etc. — Fibroplastische Geschwulst links an der Basis des Pons mit Druck auf die Kleinhirnschenkel und den vorderen Lappen des Cerebellum.

11. Bishop[4]). Gefühllosigkeit im ganzen Gebiete des linken Trigeminus, auch an der linken Conjunctiva. — Scirrhoser Tumor links, sitzend an der inneren Oberfläche des Os sphenoideum und sich seitwärts ausdehnend bis zum Meatus auditivus internus, rückwärts bis zum Pons.

Aus den vorstehend mitgetheilten Fällen lassen sich folgende Schlüsse ziehen.

1) Schädlichkeiten, welche auf den Trigeminus einwirken, sind auch, wenn sie sich hinter dem Ganglion, ja selbst im Gehirn befinden, im Stande, die bekannte Augenentzündung hervorzurufen.

2) Die Leitung in den trophischen Fasern kann durch intracerebrale Ursachen allein aufgehoben sein, während in der sensiblen Sphäre der Nerven nur Reizung und Hyperästhesie besteht. (7. und 8. Fall.)

---

[1]) Ladame l. c., Nr. 146.
[2]) l. c. p. 29 f.
[3]) Ladame No. 116.
[4]) Ladame No. 150.

Digitized by Google

3) Es kann gerade umgekehrt vorkommen, dass bei vollständiger Aufhebung des Gefühles nur vorübergehende Erscheinungen im Gebiete der trophischen Nerven sich einstellen (9. Fall).

4) Es kann sogar bei vollständiger Unempfindlichkeit der Conjunctiva eine Ernährungsstörung fehlen (10. und 11. Fall).

Schon aus diesen pathologischen Fällen geht mit Sicherheit hervor, dass die Isolirung der trophischen Portion des Nerven auch innerhalb des Gehirnes noch eine ziemlich vollständige sein muss; etwas Genaueres lässt sich aber natürlich bei den stets sehr bedeutenden Zerstörungen und dem Fehlen einer genauen mikroskopischen Untersuchung nicht sagen.

Es muss deshalb auf die weit sichereren Resultate der experimentellen Durchschneidung recurrirt werden. Viele Versuche, die in dieser Richtung angestellt wurden, bestätigten mir zwar genugsam, dass auch eine dicht am Gehirn ausgeführte Durchschneidung des Nerven die Augenentzündung hervorbringt (Magendie, Schiff), belehrten mich aber auch vollständig, dass an ein wirklich sicheres Experimentiren in dieser Gegend nicht zu denken ist. Man kann nicht einmal sicher sein, dass man immer den ganzen Nerven durchschneidet, geschweige denn, dass man eine bestimmte Parthie desselben schont, oder verletzt. Doch einmal liess mir der Zufall einen Versuch gelingen, der mir die Richtigkeit meiner Vermuthungen bewies. Ehe ich ihn zum Schlusse schildere, will ich jedoch nicht versäumen, die aus der Literatur bekannt gewordenen Experimente mitzutheilen.

Schiff, der sich zum Theil auf die oben angeführten pathologischen Fälle stützt, kommt dadurch, wie es natürlich ist, zu der Ueberzeugung, dass die trophischen Nerven bis über das Ganglion rückwärts gehen müssen. Er durchschneidet dann, um einen noch besseren Beweis zu führen, die eine Hälfte der Medulla oblongata[1]), ohne den Nerven weiter zu verletzen, und sieht ebenfalls die Entzündungserscheinungen eintreten[2]).

Was die topographische Lage der trophischen Fasern anlangt, welche allein die eventuelle Richtigkeit der Function der Vier-

---

[1]) l. c. p. 94 f.

[2]) Bernard freilich sagt in seinen Leçons sur le système nerveux, p. 60. 61: J'ai même vu ces phénomènes d'alteration manquer complétement quand on arrive à couper la V. paire dans le cerveau même, suffisamment loin du ganglion. Schiff hielt seine Ansicht ihm gegenüber in seiner Muskel- und Nervenphysiologie aufrecht.

Digitized by Google

hügelwurzel beweisen kann, so ist durch die unvollständigen Durchschneidungen von Bernard[1]), Meissner[2]) und Schiff[3]) mit grösster Präcision bewiesen, dass sie peripherisch vom Ganglion an der medialen Seite des ersten Astes liegen.

Zwischen Ganglion und Gehirn sind von Schiff[4]) ebenfalls unvollständige Durchschneidungen gemacht worden. Er sagt, dass bei aufgehobener Empfindlichkeit die Entzündungssymptome in solchen Fällen vorübergehend wären oder sich auf kleinere Stellen beschränkten. Bei Eröffnung des Schädels ergab sich, „dass zwar der Nervenstamm von oben eingeschnitten war, dass aber einige untere Bündelchen nicht getrennt waren“[5]). Bei einem später von ihm veröffentlichten Fall[6]), bei welchem die trophischen Störungen bei erhaltener Empfindlichkeit eingetreten waren, wird der Sectionsbefund folgendermassen beschrieben: „Der Schnitt ist etwa 1 Millimeter nach aussen und oben vom Austritt des Trigeminus und vom unteren Wundrande aus erstreckt sich eine rothe bluttingirte Stelle bis in die grössere Wurzelportion des Trigeminus hinein. Ein Durchschnitt durch die Wurzel zeigt dieselbe innen und vorn gelbroth und die Färbung verliert sich allmählig nach aussen und hinten.“

Wenn mir auch der erste Satz dieser Beschreibung nicht vollkommen klar geworden ist, so geht doch aus dem letzten hervor, dass die Desorganisation die vordere, mediale Seite des Nervenaustrittes betraf, d. h. also diejenige Stelle, an welcher die Fasern der beschriebenen Vierhügelwurzel liegen.

Sicherer als alle Literaturangaben bewies mir natürlich der von mir selbst beobachtete Fall, dass die trophischen Fasern gleich nach dem Austritt aus dem Gehirn an der medialen Seite liegen. Er verhält sich folgendermassen.

Einem grossen, weissen Kaninchen, männlichen Geschlechtes, wurde nach einem passenden Hautschnitt die Muskulatur über dem

---

[1]) l. c. p. 56.

[2]) Zeitschr. f. rat. Med. 3 Rhe. XXIX. Bd.

[3]) ebenda.

[4]) Untersuchungen p. 90 f.

[5]) Vielleicht sind hier mit „unteren Bündeln“ ebenfalls mediale gemeint, wie in der Abhandlung von Büttner (Zeitschr. f. rat. Med. Bd. XV). Meissner, der das von Letzterem beschriebene Präparat abbildet, berichtigt seine Angabe und sagt, der betreffende Strang bilde „wesentlich den medialen Rand“.

[6]) Zeitschr. f. rat. Med. l. c.

Digitized by Google

rechten Ohre entfernt und der vordere Rand derjenigen Knochenerhöhung freigelegt, welche einer kleinen Höhlung entspricht, in der die sogenannte Flocke des Kleinhirnes liegt. Am vorderen, unteren Rande dieses Knochenvorsprunges in gerader Linie unter dem hinteren Umfang des Porus acusticus externus wurde nun mit einer gebogenen lancettförmig geschliffenen Nadel vorsichtig der Knochen durchbohrt.

Die Nadel wurde dann mit einem Instrument vertauscht, welches ebenfalls einer etwas gebogenen, vorne stumpfen Nadel gleicht [1]). Mit diesem ging ich nun an der hinteren Fläche der Felsenbeinpyramide entlang, und senkte dann den Stiel des Instrumentes, um mit der stumpfen Spitze den Nerven möglichst nahe an seinem Austritt aus dem Gehirn durchzureissen. Da ich aber beim Zurückziehen bemerkte, dass das Instrument eine, wie mir schien, falsche Richtung eingeschlagen hatte, führte ich die Bewegung noch einmal aus, wie es nun den Anschein hatte, mit besserem Erfolg. Leider aber zeigte sich sofort beim Abnehmen des Czermak'schen Kopfhalters, dass eine Verletzung der Brücke stattgefunden hatte, denn es trat sogleich einseitige Contraction der Nackenmuskeln ein, auch versuchte das noch festgebundene Thier augenscheinlich Rollbewegungen um die Längsaxe auszuführen. Das Auge zeigte sich auf Berührung gänzlich unempfindlich, auch begann sogleich nach der Operation ein grösseres Gefäss auf der Iris beträchtlich anzuschwellen, wie dies auch schon Valentin [2]) nach gelungenen Durchschneidungen des Trigeminus gesehen hatte.

Um nun die augenscheinlich gelungene Trennung des Nerven weiter zu beobachten und so doch einigen Nutzen aus dem unreinen Experiment zu ziehen, wurde das Kaninchen auf dem Operationsbrett aufgebunden gelassen, damit eine mechanische Augenentzündung, wie ich sie bei Rollbewegung durch allerlei unberechenbare Schädlichkeiten schon mehrmals hatte eintreten sehen, vermieden wurde.

Nach etwa zwei Stunden begann das Epithel der Cornea sich zu trüben, und es zeigten sich sehr ausgeprägt die kleinen Grübchen auf der

---

[1]) Das Instrument ist von Prof. Ludwig angegeben und dient ihm dazu, bei Kaninchenoperationen das Lumen von Gefässen zu suchen.

[2]) Lehrbuch der Physiologie, II. Abth p. 438, 439.

Digitized by Google

Corneaoberfläche, die Budge[1]) unmittelbar nach der Trigeminusdurchschneidung constant auftreten sieht. Auch mir sind sie, seitdem ich darauf aufmerksam wurde, nie entgangen. Die Gefässe der Conjunctiva begannen sich zu injiciren und der Vergleich mit dem gesunden Auge zeigte deutlich die stärkere Röthung.

Acht Stunden nach der Operation hatte sich in der Mitte der Hornhaut das Epithel bereits abgestossen, die Röthung der Conjunctiva zeigte einen nur geringen Fortschritt.

Am anderen Morgen untersuchte ich das Auge des Kaninchens, dessen Allgemeinbefinden sich unterdessen nicht geändert hatte, wieder und zwar etwa 21 Stunden nach Ausführung der Operation. — Die Entzündungssymptome, die so energisch eingesetzt hatten, waren zu meinem Erstaunen genau in demselben Stadium geblieben, welches sie bei der letzen Untersuchung gezeigt hatten. Im Verlauf des Tages verschwand die Entzündung immer mehr, die Conjunctiva unterschied sich gegen Abend nicht mehr von der der gesunden Seite. Die Trübung der Cornea verlor sich, sie wurde wieder feucht und nur der in ihrem Centrum befindliche unregelmässige Substanzverlust erinnerte noch an den abgelaufenen Process.

Die vollkommene Unempfindlichkeit des Auges aber dauerte auch jetzt noch ohne jede Veränderung fort.

Waren nun die früheren Beobachtungen von Schiff und Meissner über unvollständige Trigeminusdurchschneidung richtig, so musste auch hier ein Fall vorliegen, in welchem die sensible Parthie des Nerven zerstört, die trophische dagegen erhalten geblieben, aber durch einen vom eingeführten Instrument ausgeübten Reiz auf eine Anzahl von Stunden functionsunfähig gemacht worden war.

Da nun das Thier augenscheinlich matt wurde, und ich fürchten musste, dass es vielleicht in der Nacht an den Folgen der Brückenverletzung sterben möchte, wodurch der Befund der mehrere Stunden post mortem erst möglichen Autopsie ein unsicherer hätte werden können, so zog ich vor, noch am Abend das Kaninchen zu tödten, was ich um so eher thun konnte, als ja, wie gesagt, der Entzündungsprocess im Auge abgelaufen war.

Die Untersuchung des Trigeminus ergab folgendes Resultat. Dicht am Austritt aus dem Gehirn hatte er in der ganzen Breite

---

[1]) Bewegung der Iris. Braunschweig 1855.

Digitized by Google

auf der Oberfläche eine durch das Instrument hervorgebrachte, seichte Rinne (Fig. 6*), welche sich medianwärts in einen Stichkanal fortsetzte, der die Brücke schief median und abwärts durchzog. Der Effekt der zweiten Einführung der Nadel zeigte sich in einem queren Riss des Nerven, der mit dunklem Blutgerinnsel ausgefüllt war (Fig. 6**). Derselbe befand sich einen Millimeter weiter nach dem Ganglion zu. Er hatte die Continuität des Nerven nicht ganz aufgehoben, sondern es war, wie die Figur zeigt, an der medialen Seite eine kleinere, an der lateralen Seite eine etwas grössere Brücke von unversehrter Nervensubstanz stehen geblieben. An der medialen Seite des Risses zeigte sich aber eine die Oberfläche ritzende ganz flache Einkerbung (†). Der Stich, wie man die Verletzung wohl nennen kann, war in der Tiefe durch den ganzen Nerven durchgedrungen. Er verschmälerte sich nach unten etwas und hatte an der unteren Seite des Nerven eben noch den Rand der motorischen Portion unbedeutend getroffen.

Die mikroskopische Untersuchung lehrte, dass die Eingriffe bedeutender waren, als es bei der Betrachtung mit blossem Auge schien. Bei * war eine sehr tiefgehende Zerreissung der Fasern, am flachsten medial, am tiefsten an der lateralen Seite, so dass an der letzteren über die Hälfte des Querschnittes des Nerven zerstört war. Auch bei † waren die oberflächlichen Fasern zerrissen. Die den medialen Rand bildenden Fasern aber waren vollständig erhalten, und es gelang, einen Schnitt zu fertigen, der sie vom Ganglion an bis weit ins Gehirn hinein in Continuität zeigte. Zwischen den Fasern fanden sich mehrere Blutextravasate, was wohl in Verbindung mit der zweifellos vorhandenen Zerrung oder Quetschung die vorübergehende Functionsunfähigkeit des Bündels beweist.

Da nun bei Kaninchen der Verlauf durch das Ganglion nicht von der vorher eingehaltenen Richtung abweicht, wie es oben geschildert ist, da also die an der lateralen Ecke stehengebliebenen Faserbündel nicht wohl in den Ramus ophthalmicus übergehen können, so halte ich mich nach dem Falle von Schiff und nach dem meinigen für berechtigt, die Vierhügel-Wurzel des Trigeminus für trophisch zu erklären.

Diesem ersten sicheren Nachweis, dass ein gemischter Nerv sich aus drei verschieden functionirenden Wurzeln zusammensetzt, werden gewiss bei genauerer Untersuchung noch andere sich anreihen, und es wird meine Beobachtung, dass die trophischen

Digitized by Google

Fasern zuerst zu den feinsten gehören, nach dem Passiren einer Ganglienzelle aber zu den stärksten zu zählen sind, vielleicht an manchen Stellen die Untersuchung erleichtern.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Ganglienzelle aus der Vierhügel-Wurzel des Trigeminus vom Menschen. Der feine nach links gerichtete Fortsatz ist die eintretende, vom Centrum kommende Nervenfaser. Der nach rechts abgehende starke Fortsatz ist die peripherisch verlaufende Faser.

Durch die stärkere Granulirung an der Eintrittsstelle der Faser in die Zelle ist die gelbliche Pigmentirung der Zelle angedeutet. * Capillargefäss.

Fig. 2. Zusammenfluss von sensiblen und trophischen Wurzelbündeln. 10jähriger Knabe. tr trophisches Wurzelbündel. s sensible Bündel. ** Blutgefässe.

Fig. 3. Skizze der trophischen Vierhügel-Wurzel des Trigeminus. Sagittalschnitt des Hirnstammes etwa 1 Mm. seitwärts von der Mittellinie (Mensch). tr trophische Wurzel. lc vorderes Ende des Locus coeruleus. IV. Querschnitt der Trochlearisbündel ganz dicht vor dem Austritt aus dem Gehirn. Cq Vierhügel. Durch ein Missverständniss ist die Figur beim Stich umgedreht worden.

Fig. 4. Skizze eines schiefen Sagittalschnittes durch den Austritt des Trigeminus (10jähriger Knabe). tr trophische Vierhügelwurzel. m motorische Wurzel, mk Kern der motorischen Wurzel, s sensible Bündel. * die in Fig. 2 im Detail abgebildete Stelle. L Lingula.

Fig. 5. Frontalschnitt durch den Austritt des N. trigeminus des Kaninchens. tr trophische Zellen, nach unten die Wurzelfasern aussendend. m motorischer Kern. s sensible Wurzel. V Ausgetretener Nervenstamm.

Fig. 6. N. trigeminus des Kaninchens vom Austritt aus dem Gehirn bis zum Ganglion. s sensibler, m motorischer, tr trophischer Theil des Nerven. *, **, †, die Verletzungen, welche bei dem im Texte beschriebenen Versuch ausgeführt wurden.

Digitized by Google

Erstes Entwickelungsstadium der Spermatozoiden

von

Fr. Merkel.

Hierzu Tafel II.

Die Frage nach der Entwickelung der Spermatozoiden war durch die Auffindung der langen, wandständigen, radiär im Inneren der Samenkanälchen stehenden Zellen in ein neues Stadium getreten. Die beiden fast gleichzeitig erschienenen und unabhängig von einander gearbeiteten Abhandlungen über diesen Gegenstand von v. Ebner (1) und mir (2) waren sogleich verschiedener Ansicht über dieselben.

Die Ebner'sche Ansicht weist den neugefundenen Zellen, welche er mit dem Namen „Spermatoblasten" (plus dem von ihm so genannten Keimnetz) belegt, die Function der Neubildung von Samenelementen zu. Er sagt: „Das erste, was wir von den Spermatozoiden sehen, ist die Anlage der Köpfe als rundliche oder ovale Verdichtungen im nackten Protoplasma der Spermatoblasten. Dann tritt an den letzteren im ersten Entwickelungsstadium eine der Zahl der Köpfe entsprechende handförmige Lappung auf." Mit den runden Zellen weiss v. Ebner, „wie er gestehen muss, nichts Rechtes anzufangen" (5).

Meine eigene Ansicht über die Function dieser Zellen sprach ich in meiner ersten Veröffentlichung (2) dahin aus, dass die radiär angeordneten Zellen in den Hodenkanälchen den eigentlichen Samenzellen zur Stütze und zum Schutze dienen. Sie wurden deshalb von mir Stützzellen genannt.

Digitized by Google

Sertoli (3), der erste Entdecker der „Cellule ramificate", schliesst sich der von mir ausgesprochenen Ansicht an und bemerkt ausdrücklich, dass er den Ebner'schen Aussprüchen nicht beipflichten könne [1]).

Durch die so sehr von den meinigen divergirenden Ansichten v. Ebner's sah ich mich, schon ehe die Arbeit von Sertoli erschienen war, in der Lage, meine Untersuchungen wieder aufzunehmen, und durch Bild und Wort für die Richtigkeit meiner Deutungen einzutreten (4). Es gelang mir, den Vorgang der Spermatozoiden-Entwickelung in ganz ähnlicher Weise zu finden, wie schon früher Schweigger — Seidel, und ich kam nur um so sicherer zu dem Resultate, dass die rundlichen, die Samenkanälchen erfüllenden Zellen die vor Allem wichtigen Elemente sind, während die Stützzellen nur eine untergeordnete unwichtigere Function haben.

Leider waren aber meine Argumente für die nachfolgenden Untersucher nicht überzeugend genug, um sie zu bestimmen, meiner Ansicht beizutreten. Sehe ich von einer weiteren Publication v. Ebner's ab, welche keine neuen Thatsachen, sondern neben der nachdrücklichen Betonung des Beharrens auf der Ansicht, die er sich durch seine Untersuchung gebildet, nur eine Kritik meiner Abhandlung (4) enthält [2]), so ist eine vorläufige Notiz von E. Neumann (6) als die nächste Aeusserung in der hier besprochenen

---

[1]) Da Sertoli's Aufsatz nicht allen Lesern leicht zugänglich sein möchte, setze ich die bezüglichen Stellen aus seiner Schrift wörtlich bei: „In conseguenza di ciò, la funzione ascritta da Merkel alle cellule ramificate, cioè di servire come un' apparato di sostegno degli elementi seminiferi, mentre da una parte non si può disconoscere (almeno per gli strati periferici), dall' altra si deve però riguardare come una funzione accessoria e secondaria, come è quella di servire, in correspondenza della fine dei canalicoli, di apparato valvolare.

Non credo però, come non he creduto mai, che tali cellule nella elaborazione del secreto spermatico prendano una parte diretta nella formazione dei filospermi, ad onta che in questi ultissimi tempi Ebner si sia sforzato in un suo lavoro di dimostrare come appunte nelli mie cellule ramificate, che egli chiama spermatoblasti, abbia luogo la generazione dei filamenti spermatici.

[2]) Zu meinem grossen Bedaueru habe ich v. Ebner durch meinen Versuch (4), die Unrichtigkeit seiner Anschauung aus seiner eigenen Beschreibung darzuthun, veranlasst, in gereizter Weise gegen mich aufzutreten. Ich werde die persönlichen Bemerkungen hier natürlich als nicht zur Sache gehörig unberücksichtigt lassen. Es wird mir dies um so leichter gemacht, als ich bei einer persönlichen Begegnung Herrn Prof. von Ebner darüber aufklären konnte, dass meine Angriffe lediglich der Sache galten.

Digitized by Google

Frage zu verzeichnen. Dieser Autor schliesst sich den Ebner-schen Deutungen ganz an und nennt die Spermatozoiden „losgelöste Cilien der Spermatoblasten"; er fasst also ebenfalls diese letzteren als die eigentlicheu Erzeuger der Samenelemente auf.

Die unter seiner Leitung von Blumberg (7) ausgeführte genauere Untersuchung ergab jedoch Endresultate, welche den meinigen nicht so vollständig fremd waren, wie es nach Neumann's vorläufiger Mittheilung hätte scheinen können. Blumberg schlägt eine Art von Vermittelungsweg ein, indem er sagt: „Die Bildung der Spermatozoiden kommt, meiner Ansicht nach, auf doppelte Weise zu Stande; aus Spermatoblasten oder was gleichbedeutend ist, aus Epithelzellen und aus runden Zellen." Er findet diejenigen fadenförmigen Fortsätze an den Hodenzellen ebenfalls, welche ich in meiner zweiten Veröffentlichung (4) in Fig. 1a. und Fig. 3a. abgebildet und als erste Anlage der Spermatozoidenschwänze bezeichnet habe. Er sah sie noch von grössererer Länge, als in diesen Zeichnungen, und sagt, dass sie „dem Fadenende eines Spermatozoid's ähnlich aussehen". Er hält diese Fortsätze für geeignet, „die Bildung von Samenkörperchen auch in ihnen anzudeuten". „So ungerne sich Blumberg dazu entschliessen konnte, zwei ganz differente Bildungsarten unserer einfachen Natur zuzuschreiben, so fühlte er sich dennoch veranlasst, eine solche Hypothese aufzustellen."

Der letzte Untersucher des Inhaltes der Samenkanälchen, v. Mihalkovics (8), der unter Leitung von Ludwig und Schwalbe arbeitete, erklärt, dass er sich von den Angaben V. v. Ebner's und E. Neumann's überzeugt habe und „schliesst sich hinsichtlich der Natur der Spermatoblasten ganz der Ansicht E. Neumann's an". Die Stützzellen von Sertoli und mir, sowie das Ebner'sche Keimnetz wird von ihm für geronnene, dickflüssige Zwischensubstanz erklärt.

So stand die Frage, als ich in der letzten Woche des vergangenen Jahres eine nochmalige Untersuchung des so viel durchforschten Gegenstandes unternahm. Bei der ersten Ueberlegung musste mir klar werden, dass die Erörterung der Frage so weit gediehen war, dass eine Verständigung auf der gegebenen Basis keine Aussichten hatte. Denn die gesehenen Bilder boten schon bei den letzten Arbeiten nichts Neues von Wichtigkeit, nur die Deutung war und blieb eine diametral verschiedene. Die Frage drehte sich ja darum: Ist zwischen den Ebner'schen Spermato-

Digitized by Google

blastenlappen und der eigentlichen wandständigen (Stütz-) Zelle mit Sicherheit eine Grenzmembran zu entdecken, durch welche die sogenannten Protoplasmalappen zum Rang von selbstständigen Zellen erhoben werden, d. h. also, ist die von mir ausgesprochene Ansicht richtig, oder kann eine solche Grenze nicht gefunden werden, und entspricht die Ebner'sche Ansicht den Thatsachen.

Die alten, bis jetzt benutzten Reagentien mussten vollständig vermieden werden. Der Müller'schen Flüssigkeit wurden von mir und Mihalkovics Vorwürfe gemacht. Die Oxalsäure, die ich früher benutzt hatte, wurde von den anderen Untersuchern einfach ohne weitere Prüfung verworfen. Von den augenblicklich so beliebten Reagentien, dem Gold und Höllenstein, wusste ich bereits von früher her, dass sie nichts Nennenswerthes leisteten. Ich glaubte desshalb am Anfange der Untersuchung von Reagentien überhaupt ganz absehen und das frische Organ einer möglichst eingehenden Untersuchung unterwerfen zu müssen. Es wurde zu diesem Zwecke dem eben getödteten Thier das noch warme Kammerwasser eines Auges entleert und in demselben ein kleines Hodenstückchen zerzupft. Das Präparat kam nun, zur Abhaltung des Druckes mit einer Stütze unter dem Deckglas versehen, zur Beobachtung[1]).

Gleich beim Beginne der Untersuchungen fielen mir nun Zellen auf, welche in bedeutender Menge vorhanden waren. Dieselben waren blass, kaum granulirt, kreisrund, mit einem ebenfalls runden, hellen Kern versehen. Ich musste sie desshalb für gewöhnliche, runde Hodenzellen halten und zwar legitimirten sich die freischwimmenden Gebilde durch Grösse, Form und Ansehen des Kernes als diejenigen Hodenzellen, welche zwischen den Stützzellen gelagert, dem Centrum des Canälchens zunächst lagen. Das Auffallende an denselben war der Kern. Dessen sonst sehr gleichmässige, scharf begrenzte Membran zeigte sich hier vollständig scharf in zwei Abtheilungen getrennt, von denen die eine blass, oft genug kaum sichtbar erschien, während der andere Theil der Kernhülle sich mehr als doppelt so dick zeigte, mit deutlichen doppelten Conturen versehen war, und durch einen ganz besonders starken Glanz sofort in die Augen fiel. Die Auffälligkeit dieser Zellen wurde noch dadurch erhöht, dass auf dem Centrum der

[1]) Es sei noch bemerkt, dass mir nur solche Präparate als frisch galten, deren Spermatozoidenschwänze jeden Alters noch in lebhafter Bewegung waren.

Digitized by Google

starken Kernmembran eine höckerartige Erhabenheit aufsass, welche in das Protoplasma der Zelle selbst hineinragte, ich will sie aus nachher zu nennenden Gründen mit dem Namen „Spitzenknopf" bezeichnen. Der völlig kugelige Kern war ausserdem meist mit einem deutlich sichtbaren Kernkörperchen versehen. Häufig fand sich in der dem Spitzenknopf abgewandten Hälfte des eigentlichen Zellprotoplasmas eine Einlagerung von einigen Fettkörnchen, ungefähr in der Grösse des Kernkörperchens.

Diese Zellen, die ein so ausserordentlich charakteristisches Aussehen hatten, waren in den sämmtlichen oben erwähnten Publicationen gänzlich unberücksichtigt geblieben, und von den früheren Beobachtern hat nur La Valette St. George ihrer kurz Erwähnung gethan [1]).

Sie gerade mussten es sein, welche am ersten den Schlüssel für die Lösung der schwebenden Streitfrage zu geben bestimmt schienen. Fanden sich nur diese völlig unzweifelhaften Zellen, über deren Berechtigung, diesen Namen zu führen, ein Streit nicht möglich ist, auf Schnitten, welche die topographische Lage conservirten, an der vermutheten Stelle wieder, und liessen sich Uebergänge zu den späteren, wirklich in ihrer Natur feststehenden Entwickelungsstadien der Spermatozoiden nachweisen, dann war die Frage schnell und sicher zu entscheiden. Das Letztere gelang ohne Schwierigkeit, soweit es an Zerzupfungspräparaten überhaupt möglich ist. Die Figg. 1—5 lassen kaum einen Zweifel, wie vollkommen sicher das Hervorgehen der letzten schon den Stempel des Spermatozoidenkopfes tragenden Form aus den vorhergehenden abgeleitet werden kann und ich muss die bezüglichen Angaben La Valette's nur für völlig zutreffend erklären. — Auch in den späteren Stadien der Entwickelung erinnern die nun schon völlig fertigen Spermatozoidenköpfe noch dadurch an die zwei verschiedenen Hemisphären des Kernes, dass ihre freien Hälften dunkler, schärfer conturirt, diejenige Seite aber, welche das Mittelstück trägt, zarter und blasser erscheint.

Ich wagte es nicht, an Zerzupfungspräparaten ein endgiltiges Urtheil abzugeben, die Lage der sämmtlichen Zellenformen in den Taschen der Stützzellen konnte erst die völlige Zusammengehörig-

[1]) Freilich ist auch diese Arbeit, wie alle früheren, welche die topographische Lage der Zellen wenig berücksichtigten, desshalb heute nicht mehr ganz verwendbar, weil die Reihenfolge der Entwickelungsstadien nach Gutdünken construirt wurde.

Digitized by Google

keit beweisen. Leider schlugen nun aber im Anfange alle Versuche, die Zellen mit der Verdickung der Kernwand nach der Behandlung mit Reagentien wiederzufinden, völlig fehl, und ich musste glauben, dass die fraglichen Kerne durch die zugesetzten Härtungsflüssigkeiten ihre charakteristischen Merkmale, die Wandverdickung und den Spitzenknopf, verlieren.

Ich wandte mich zuletzt zur verdünnten Osimiumsäure, einem Reagens, welches mich noch selten im Stiche gelassen hatte. Bald zeigte sich, dass für kleine Hodenstückchen eine Concentration von $^1/_3$ Procent die richtige war, welche alle Elemente in ganz vollkommener Weise conservirt. Die hellen Hodenzellen fanden sich in Zerzupfungspräparaten mit ihrer Kernverdickung und dem Spitzenknopf ohne jede Veränderung wieder, nur in sofern zu ihrem Gunsten verändert, als sie durch den dunklen Ton, den die Osmiumsäure den protoplasmatischen Gebilden verleiht, schärfere und klarere Conturen zeigten, als vorher.

Ich machte den ersten Versuch mit dieser Behandlungsweise an einem Kaninchenhoden, indem ich nach 24stündiger Einwirkung der Reagensflüssigkeit ein Stückchen unter Wasser zerfaserte. Um am anderen Morgen dasselbe Präparat noch einmal untersuchen zu können, setzte ich demselben einen Tropfen Glycerin zu, welches nun allmählig an Stelle des verdunstenden Wassers trat. — Bei Wiederaufnahme der Untersuchung fand ich aber kaum eine einzige der fraglichen Zellen wieder, sondern ich begegnete den verschiedenen Veränderungen, wie sie in Fig. 6 a—d dargestellt sind Eine Probe, welche dem noch unverändert in der Reagensflüssigkeit befindlichen Hodenstückchen entnommen und wie gewöhnlich unter Wasser untersucht wurde, zeigte sich vollständig intact, die Kerne füllten noch vollständig den für sie bestimmten Raum der Zelle aus. Es war also klar, dass das zugesetzte Glycerin die eigenthümliche Veränderung der Kerne hervorgerufen hatte; und was lag näher, als anzunehmen, dass dasselbe seine bekannte wasserentziehende Wirkung ausgeübt habe und dass die in Fig. 6 a—d abgebildeten Zellen nur verschiedene Stadien eines und desselben Vorganges darstellten. War eine solche Vermuthung richtig, so mussten sich auch an frischen Präparaten solche Veränderungen hervorrufen lassen. Ich versuchte es, während der Beobachtung eine solche Wasserentziehung eintreten zu lassen, was vollständig gelang. Ich setzte zu einem frischen in Humor aqueus befindlichen Präparate einen Tropfen Glycerin zu. Sobald nun diese Flüssig-

Digitized by Google

keit den beobachteten Kern erreichte, zog sich mit einem Ruck seine eine Hälfte ein und nur der Spitzenknopf ragte nun an dem halbkugeligen oder halbmondförmig aussehenden Gebilde hervor. — Zur Beobachtung wurden meist freischwimmende Kerne benutzt, die in jedem frischen Zerzupfungspräparat in Menge vorkommen, da solche, die sich noch in der Zelle befinden, durch das Glycerin meist unsichtbar werden, indem dasselbe das Zellprotoplasma sehr trübt.

Versuche mit Alkohol, Müller'scher Flüssigkeit und dergl. gaben an frischen Präparaten keine verwendbaren Resultate, da durch ihren Einfluss überall Gerinnungsfäden und Membranen entstanden, welche jede sichere Beobachtung unmöglich machten. Ich versuchte daher das wasserentziehende Mittel κατ' ἐξοχήν, den absoluten Alkohol, an Osmiumpräparaten in Anwendung zu bringen und behandelte ein Stücken Kaninchenhoden damit, von welchem vorher durch Anfertigung mehrerer Präparate von verschiedenen Stellen nachgewiesen war, dass die sämmtlichen Spitzenknopf-Zellen unverändert waren. Nach eintägiger Einwirkung des Alkohols waren auf Schnitten ganz ausschliesslich nur Kerne zu finden, deren eine Hälfte in der beschriebenen Weise (Fig. 6 d) eingezogen war.

Es konnte also nach den mitgetheilten Versuchen kein Zweifel mehr bestehen, dass diejenige Hälfte der in den hellen Hodenzellen befindlichen Kerne, welche eine verdickte Wand besitzt, durch Wasserentziehung zusammenfällt, während die andere Hälfte ganz unversehrt bleibt, oder mit anderen Worten, dass die eine Hälfte dieser Kerne wasserreicher ist, als die andere.

Es ist dies meines Wissens die erste Beobachtung, welche eine Sonderung des Kerninhaltes in zwei Theile nachweist.

Fragt man, wodurch sich eine solche Sonderung erklärt, so ist, wie mir scheint, die Antwort leicht zu geben. Die sich mehr und mehr verdickende Membran absorbirt so viel von dem festen Inhalt des Kernes, dass er, soweit sie sich erstreckt, denselben entweder ganz oder doch fast vollständig verliert und statt dessen durch Wasser prall ausgespannt erhalten wird.

Ist diese Erklärung richtig — und es wird sich schwer eine wahrscheinlichere finden lassen — so würde dadurch zugleich der Nachweiss geliefert sein, dass sich die Kernmembran durch eine feste, krustenartige Abscheidung aus dem Inneren des Kernes selbst bildet oder wenigstens verstärkt, wodurch der Kern, wie es ja lange wahrscheinlich ist, der Zelle selbst gleichgestellt wird,

Digitized by Google

bei der die Entstehung der Membran aus verdichtetem Protoplasma längst nicht mehr zweifelhaft ist [1]).

Die Entstehung des Spitzenknopfes konnte ich bis jetzt nicht mit voller Sicherheit nachweisen. Soweit ich aber vermuthen darf, möchte ich glauben, dass er nicht dem Kern, sondern dem Protoplasma der eigentlichen Zelle seine Entstehung verdankt. Denn ganz regelmässig sieht man, besonders bei Ratten, in Zellen, deren Kerne eben ihre Metamorphose beginnen, eine kleine glänzende Protoplasmaanhäufung, welche dem Centrum der verdickten Kernwandhemisphäre anliegt. An isolirten Kernen bleibt dieses Klümpchen hängen und sieht nun aus, wie ein sehr grosser und unregelmässiger Spitzenknopf. Kurze Zeit später, wenn der Spitzenknopf deutlich sichtbar ist, ist jede Spur dieser Protoplasmaanhäufung verschwunden, so dass also der Schluss, dass das Eine aus dem Anderen hervorgeht, sehr nahe liegt.

Einer zweiten Protoplasmaanhäufung möge gleich hier gedacht werden, welche sich schon findet, wenn der Kern noch ohne jede Veränderung ist. Sie liegt an irgend einer Stelle der Zelle, am häufigsten jedoch in der Gegend der Grenze zwischen den beiden Hemisphären des Kernes (Fig. 1). Diese Anhäufung ist sehr charakteristisch, fehlt nie und bleibt bestehen, bis sich die Form der ganzen Zelle aus der sphärischen in die ovale umzuwandeln beginnt. Eine Bedeutung muss diese Anhäufung wohl haben, da sie nie vermisst wird, oft sogar doppelt vorhanden ist; welches aber diese Bedeutung ist, gelang nicht zu enträthseln. Eine Vermuthung, dass die Bildung des Schwanzes vielleicht damit in Zusammenhang zu setzen sei, wie dies La Valette St. George [2]) von wirbellosen Thieren abbildet, bestätigte sich nicht, indem ein solcher völlig unabhängig von dieser Anhäufung an einer anderen Stelle der Zelle hervorsprosst.

Der schon mehrfach erwähnte Spitzenknopf wurde mit diesem Namen belegt, weil er dazu bestimmt ist, so lange er überhaupt als isolirtes Gebilde nachgewiesen werden kann, die freie Spitze des werdenden Spermatozoidenkopfes zu bilden, was am schönsten an den abenteuerlich sichelförmigen Köpfen der Ratten-Spermatozoiden nachzuweisen ist. Hier besteht die erste Andeutung der

[1]) Auch nach der Lectüre der während des Druckes in meine Hände gekommenen Auerbach'schen Arbeit (Organologische Studien) sehe ich mich nicht in der Lage meine Ansichten hierüber zu ändern.

[2]) M. Schultze's Archiv Bd. III., Taf. XIV., Fig. 8 und 10.

Digitized by Google

künftigen Gestalt darin, dass der Spitzenknopf aus dem Centrum der Kernwandverdickung nach einer Seite hinrückt und hier die Zuspitzung des noch immer deutlich als solchen erkennbaren Kernes bedingt (Fig. 7). Erst ziemlich spät, gegen das Ende der Entwickelung hin, geht er vollständig in dem Spermatozoidenkopf auf und ist dann nicht mehr nachzuweisen.

Dass die bis jetzt beschriebenen Zellen in Wahrheit die ersten Entwickelungsstufen von Samenelementen sind, ist auch schon ohne topographische Schnitte an Isolationspräparaten desshalb unzweifelhaft, weil sie bereits mit einem Schwanz versehen sind. Derselbe bildet sich zugleich mit den Veränderungen des Kernes als ein hyalin aussehender Faden, welcher aus der Substanz der Zelle selbst hervorwächst und meistens, aber nicht immer dem Spitzenknopf diametral gegenübersteht (Fig. 2). Ist der letzere gut ausgebildet, dann ist auch der Schwanz schon ziemlich lang geworden. Ich fand oft genug solche, deren Länge dem zweimaligen Durchmesser der Zelle selbst gleichkam. Doch sind diese hyalinen, sehr durchsichtigen, feinen Fäden noch so zart, dass sie unendlich leicht abreissen, und so kommt es, dass man sehr viele Zellen begegnet, die keine Spur dieser Fortsätze zeigen. Etwas fester haften sie an Präparaten, die in Osmiumsäure conservirt sind.

Die feinen Fäden sehen den späteren, relativ derben und sehr glänzenden Spermatozoidenschwänzen nur wenig ähnlich, documentiren sich aber auf's Sicherste als deren früheste Entwickelungsstadien dadurch, dass sie bereits die charakteristische Bewegung derselben zeigen. Freilich findet man dieses Phänomen nur an ganz frischen, noch warm untersuchten Präparaten, auch ist es lange nicht so lebhaft, als an ausgebildeten Samenfäden, aber doch ist sie vorhanden und also völlig sicher beweisend.

Von gegnerischer Seite könnte mir nun aber doch der Einwurf gemacht werden, dass die vorstehende Beschreibung wohl richtig sein könnte, dass sie aber noch keinen Beweis erbrächte, dass mir nicht doch „abgerissene Spermatoblastenlappen" vorgelegen hätten. Ich wandte mich desshalb an topographische Schnitte von gehärteten Stücken, deren Durchforschung nun, nachdem die durch Reagentien bewirkte Umwandlung der Kerne mit Wandverdickung zu den sehr leicht zu diagnosticirenden halbmondförmigen Gebilden bekannt waren, keine Schwierigkeiten machen konnte. Die Durchforschung von Rattenhoden lieferte Resultate, wie sie beweisender nicht gewünscht werden konnten. Es fand sich nämlich hier, dass die

Digitized by Google

ersten Entwickelungsstadien der folgenden Spermatozoidengeneration schon zu einer Zeit durchlaufen werden, wo die vorhergehende noch in den Stützzellen sitzt. Ein Blick auf Fig. 8 wird dies klar legen. Hier ist noch keine einzige Stützzelle frei, sondern alle sind noch mit den der Reife nahe stehenden Samenelementen dicht besetzt (v. Ebner's V. Stadium), an eine erneute „Lappung der Spermatoblasten" ist noch nicht zu denken, dieselbe beginnt ja erst 2—4 Ebner'sche Stadien später. Die sämmtlichen zwischenliegenden Zellen aber, welche mit hellem Kerne versehen sind, zeigen die charakteristische Einziehung der einen Hemisphäre. Dass dieselbe nicht an allen Kernen gleichmässig sichtbar ist, kann nicht weiter stören, da ja natürlich nur die nicht immer vorhandene Profilansicht einen vollständigen Ueberblick erlaubt.

In einer etwas späteren Zeit, wenn sich die fertigen Samenelemente abgestossen haben, und die neue Zellengeneration mehr diffus die Wand des Samencanälchen bedeckt, ohne noch durch die augenblicklich sehr reducirten Stützzellen zu Gruppen vereinigt zu sein, findet man die Kernveränderungen sehr schön (Fig. 9), und es sind in diesem Stadium die eigenthümlich aussehenden Kerne auch v. Ebner nicht entgangen; er zeichnet sie in seiner Fig. 10 ab und erwähnt auch im Texte „Zellen", deren „Kerne halbmondförmig und geschrumpft sind". Es ist sehr schade, dass diesem Forscher die nicht geschrumpften Formen in ihrer wahren Gestalt entgangen sind [1]), es würde dadurch wohl schon früher eine Einigung über die streitigen Punkte erzielt worden sein. Wenn dann die Entwickelung der Stützzellen weiter fortschreitet, arrangiren sich die besprochenen Zellen in deren Taschen, und es zeigen sich Bilder, wie in Fig. 10. Während früher die Zellen keine regelmässige Lage erkennen liessen, und der Spitzenknopf nach den verschiedensten Seiten sehen konnte (vergl. Fig. 8), sind sie nun ganz regelmässig geordnet und zwar so, dass der Spitzenknopf immer nach dem eigentlichen Stamm der Stützzelle hinsieht.

Wie v. Ebner die frischen Zellen des ersten Entwikelungs-

---

[1]) Er beschreibt diese Zellen nach seinen Untersuchungen an frischen Maushoden, wenn ich ihn recht verstehe, so: „Der Kern ist entweder durch einen schwachen, übrigens glatten Contur angedeutet, oder man sieht ihn auch gar nicht. Erst wenn das Präparat einige Zeit liegt, treten die Kerne, die nicht selten in Mehrzahl vorhanden sind, deutlicher hervor. Dieselben erscheinen dann glatt von einem einfachen Contur begrenzt und zeigen im Innern hie und da, im Ganzen selten, ein oder zwei grössere Körner."

Digitized by Google

stadiums nach Lage und Form nicht ganz richtig erkannte, so ging es umgekehrt Blumberg mit den halbmondförmig, künstlich veränderten. Er betont mehrmals, dass er die weitere Entwickelung der von ihm beschriebenen, geschwänzten Zellen, um derentwillen er eine zweifache Art der Bildung von Samenzellen annimmt, nicht gesehen hätte. Natürlich musste er vor einem nicht zu lösenden Räthsel stehen, da er ja die späteren Stadien, die sich in den Stützzellentaschen finden, als etwas mit den freien Hodenzellen nicht Verwandtes ansieht. Hätte er Spitzenknopf, halbmondförmige Schrumpfung u. s. w., welche beiden gleichmässig zukommen, gekannt, so würde er wohl nie zu der Hypothese der Doppelentwickelung gekommen sein.

Die weitere Entwickelung bedarf keiner Erwähnung mehr, sie ist in meiner früheren Arbeit (4) schon eingehend genug geschildert, und es möge nur noch die Thatsache erwähnt werden, dass ich in jedem Stadium die Membran, welche den Kern, später das Köpfchen der Samenzelle überzieht und von der Stützzelle trennt, sowohl an frischen Präparaten, wie auch an solchen aus Osmiumsäure deutlich nachweisen konnte.

In den vorstehenden Zeilen ist nachgewiesen, dass die runden Hodenzellen die Erzeuger der Spermatozoiden sind. Ist dies aber der Fall, dann können sie sich nicht auch zu den blossen „Eiweisskugeln" umwandeln, wie es von Ebner darstellt. Aus einer späteren Aeusserung dieses Forschers (5), wo er, wie schon oben erwähnt, „gesteht, dass er nichts Rechtes mit diesen Zellen anzufangen weiss", scheint hervorzugehen, dass er seine Ansicht nicht als beobachtete Thatsache, sondern mehr als eine Hypothese hinstellt; und es ist auch in der That niemals eine Spur eines Ueberganges aus der einen Form in die andere zu finden. Die wandständigen stark geschrumpften Kerne in den hellen Hodenzellen sind durch die vorliegende Abhandlung als Kunstprodukte eingehend charakterisirt und müssen nun vielmehr als besonders stringenter Beweis gegen den Uebergang der Zellen in Eiweisskugeln aufgefasst werden. Die letzteren verdanken ihre Entstehung ebenso, wie die halbmondförmig erscheinenden Kerne, einer postmortalen Veränderung, und zwar sind es die sackförmig den späteren Entwickelungsstadien anhängenden Reste des Protoplasmas der ursprünglichen Zelle, welche sich aufblähen, abfallen und diese kugeligen Massen bilden. In Fig. 8 sind bei † die ersten Anfänge dieser durch Maceration hervorgebrachten Zerstörung abgebildet.

Digitized by Google

Es wäre nun möglich, dass auch physiologisch eine solche Abstossung des Zellenrestes erfolgte, allein an frischen Präparaten fand ich bis jetzt keine Andeutung, die eine solche Annahme rechtfertigte, vielmehr schienen diese beutelförmigen Anhänge ganz allmählig durch Resorption zu schwinden.

Was zuletzt die Stützzellen anlangt, so ist deren Gestalt bei Thieren schon in den citirten Arbeiten so genau beschrieben, dass eine nochmalige Besprechung dieses Gegenstandes nicht mehr nöthig scheint. Nur muss noch besonders hervorgehoben werden, dass die Stützzellen stets viel bedeutender entwickelt sind, als es die letzten Arbeiten (7 u. 8) annehmen. Bei einer Reihe von Thieren hat dies auch schon v. Ebner (1) als bessere Ausbildung seines „Keimnetzes" beobachtet. Osmiumsäurepräparate sind besonders gut geeignet, um die zarten membranösen Fortsätze der Stützzellen, durch welche sie sich gegenseitig verbinden, zu zeigen, und ich muss auch hier zur besseren Orientirung die von mir schon an anderen Stellen mehrfach gerühmte Anilinfärbung empfehlen.

Was den Menschen anlangt, so kann ich bezüglich des Verhältnisses der Stützzellen zu den werdenden Samenelementen auf meine früheren Angaben (4) verweisen. Die Anschuldigung von v. Mihalkovics, welcher glaubt, ich hätte geronnene dickflüssige Masse, welche sich neben den Zellen in den Samenkanälchen findet, für ein Zellennetz gehalten, ist leicht zurückzuweisen. Denn erstens sieht Gerinnsel an Präparaten, die mit Oxalsäure oder Müller'scher Flüssigkeit behandelt sind, — es sind dies ja die früher von mir benutzten Reagentien — homogen und glasig aus und die darin befindlichen Hohlräume erscheinen einem muscheligen Bruch nicht unähnlich (Fig. 12) [1]). Zweitens enthalten die Stützzellen bei

[1]) Ausserdem kämpft v. M. zum grossen Theil in so fern gegen Windmühlen, als er Dinge urgirt, welche meines Wissens überhaupt Niemand für ein Zellennetz erklärt hat. Es ist dies das im Centrum der meisten Thierhoden-Kanälchen befindliche Gerinnsel, welches er p. 232 eingehend bespricht und Fig. 7 abbildet. v. Ebner erwähnt desselben natürlich ebensowenig, wie ich. Aus meinen Angaben lässt sich aber indirekt entnehmen, dass mir eine solche schülerhafte Verwechselung nicht eingefallen ist, indem ich (4) ausdrücklich sage, dass bei Thieren das Stützzellennetz bedeutend weniger ausgebildet sei, als beim Menschen. Hätte ferner v. Mihalkovics meine Abbildung (4) Fig. 5 beachtet und in Ebner's Arbeit p. 32—34 gelesen, so würde er wahrscheinlich, ebenso wie alle anderen Untersucher, zu der Ueberzeugung gekommen sein, dass meine Stützzellen mit dem Ebner'schen Keimnetz plus Spermatoblasten identisch sind.

Digitized by Google

etwas älteren Menschen stets Pigmentmoleküle, welche den Gerinnseln natürlich vollständig abgehen, und drittens sind alle Theile einer menschlichen Stützzelle immer zart längs gestreift, was eine Verwechselung mit Gerinnseln unmöglich macht.

Zweifel über die Natur eines Stützzellenfortsatzes sind nur möglich, wenn man ihn von der Kante sieht, indem er dann, wie alle Kantenansichten membranöser oder plättchenförmiger Gebilde, einem scharf glänzenden Faden gleicht. Ein Hin- und Herrollen der Zelle giebt schnell Aufschluss; und ich kann sagen, dass mir niemals Gerinnsel vorgekommen sind, welche an Zerzupfungspräparaten in festem Zusammenhang mit Stützzellen gewesen sind, wohl aber finden sich hier oft genug Gruppen von letzteren, die noch zusammenhängen und dadurch ein genaueres Studium ermöglichen.

Die menschlichen Stützzellen sind in mehrfacher Beziehung vor denen der Thiere ausgezeichnet, was sich nur dadurch erklären lässt, dass die Entwickelung der Spermatozoiden dort sporadisch und in einzelnen Stützzellen vor sich geht, wie das schon Henle in seiner Eingeweidelehre erwähnt, während hier bei Thieren stets sämmtliche Zellen eines bestimmten Kanälchenstückes ganz das gleiche Entwickelungsstadium zeigen. Die Stützzellen des Menschen wachsen und verschwinden desshalb nicht mit den Samenelementen, wie dies bei Thieren der Fall ist, sondern sie erhalten sich mehr stationär, um gelegentlich im Bedürfnissfalle ihre Taschen zu bilden, in denen sich dann die Samenzellen lagern.

Nach dem Lumen des Kanälchens — welches ich jetzt, gestützt auf vorzüglich gut in ihrer topographischen Lage erhaltene Präparate, glaube annehmen zu müssen — verbinden sich die Zellen mit Ausläufern, wodurch ihre gegenseitige Lage sehr gesichert wird. Die für die Samenelemente bestimmten Taschen befinden sich, wie das aus meinen früheren Abbildungen (4) ersichtlich ist, meist auf der Seite der Zellen, ohne auch die Spitze einzunehmen, wie dies bei Thieren die Regel ist. Der eingreifendste Unterschied aber, der zwischen den von mir untersuchten Thieren und dem Menschen besteht, ist der, dass man bei dem letzteren allenthalben Stützzellen findet, welche ihren Kern nicht in dem Theil tragen, der am weitesten peripherisch, der Kanälchenwand am nächsten liegt, sondern mehr oder weniger central, oft ganz an dem Ende, welches das Stützzellensystem gegen das Lumen des Kanälchens abschliesst (Fig. 11 a—e). Ich muss also nochmals besonders betonen, dass zwischen den Stützzellen der gewöhn-

Digitized by Google

lich zu Untersuchungszwecken dienenden Hausthiere und des Menschen ein eingreifender Unterschied besteht, der von den letzten Untersuchern dieses Gegenstandes nicht beachtet wurde.

Die physiologische Function der Stützzellen erklärt sich aus den bis jetzt vorliegenden anatomischen Untersuchungen nicht völlig, und man kann augenblicklich nur sagen, dass sie absolut nöthig sind, um die Samenzellen ihrer Reifung entgegenzuführen. Es ist mir ebensowenig, wie den anderen Untersuchern ein Bild vorgekommen, aus dem man auch nur entfernt auf eine vollständige Entwickelung von Samenzellen ausserhalb der Stützzellentaschen hätte schliessen dürfen. Ich muss mich desshalb auch gegen die mehrfach erwähnte Ansicht von Blumberg erklären, der, durch die mit Schwänzen versehenen freien Zellen bewogen, an die Möglichkeit zweier verschiedenen Arten von Entwickelung im Innern der Samenkanälchen denkt, und glaube, dass kein anderer Ausweg existirt, als anzunehmen, dass wirklich, wie es Ebner komisch ausdrückt, „den Zellen auf einmal ihre Freiheit unbehaglich wird, so dass sie sich plötzlich in die Taschen der Stützzellen verkriechen, um nun ihre fernere Entwickelung als wahre Beutelthiere durchzumachen".

Formulire ich nun zum Schluss noch einmal in kurzen Sätzen die durch meine Arbeiten bekannt gewordenen Thatsachen über die erste Spermatozoidenentwickelung, so sind sie folgende:

1) In den Samenkanälchen sind zwei, zwar nicht genetisch, aber morphologisch und functionell grundverschiedene Arten von Zellen, welche in keiner Periode ihrer Entwickelung mit einander fest verwachsen. Die eine Art „runde Hodenzellen oder Samenzellen" wandelt sich zu Spermatozoiden um, die andere Art „Stützzellen" ist an der Genese der Samenelemente nur indirekt dadurch betheiligt, dass sich die erste Art während ihrer Metamorphose in taschenförmige Ausbuchtungen der zweiten Art legt.

2) Die hellen Hodenzellen, welche bei allen untersuchten Säugethieren zwischen den Stützzellen liegen, machen die allerersten Stadien ihrer Entwickelung zu Spermatozoiden in freiem Zustande durch, d. h. bevor sie sich in die Taschen der Stützzellen einbetten.

Die erste Anlage von Kopf und Schwanz, welch' letzterer leicht an der nun schon vorhandenen Bewegungsfähigkeit erkannt wird, documentiren bereits in dieser frühen Zeit die spätere Bestimmung der Zelle.

Digitized by Google

3) Spermatozoiden können sich niemals frei, d. h. ausserhalb der Stützzellentaschen entwickeln.

4) Die Stützzellen der Thiere sind von denen des Menschen dadurch verschieden, dass erstere sich periodisch vergrössern und verkleinern, während die letzteren periodischen Schwankungen in Vollständigkeit ihres Netzes nicht unterworfen sind. Der Kern der thierischen Stützzellen hat seinen Platz stets in ihrem peripherischen Ende, der Kern der menschlichen Stützzellen kann sich an jeder beliebigen Stelle vorfinden.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Helle Hodenzelle vom Kaninchen. Frisch unter Humor aqueus. Die eine Hälfte der Kernwand ist verdickt und mit einem kleinen Spitzenknopf versehen. Neben dem Kern liegt die später verschwindende Protoplasmaanhäufung.

Fig. 2. Helle Hodenzelle mit dem hervorsprossenden Schwanz.

Fig. 3. Helle Hodenzelle. Der Kern ist wie bei den vorigen. Die Hülle ist in ihrer ganzen Ausdehnung stärker lichtbrechend und dadurch leichter unterscheidbar.

Fig. 4 und 5. Spätere Entwickelungsstadien der Zellen Fig. 1—3. Fig. 4 b. ein isolirter Kern zu einer Zelle gehörig, welche im Stadium 4 a. steht.

Fig. 6 a—d. Helle Hodenzellen mit $^1/_2$procentiger Osmiumsäure und Glycerin behandelt. Die verschiedenen Stadien der Kernschrumpfung.

Fig. 7. Kern einer Samenzelle der Ratte. Etwas späteres Stadium. Der Spitzenknopf liegt excentrisch.

Fig. 8. Theil eines Samenkanälchens der Ratte mit Osmiumsäure ($^1/_2$ %) und Glycerin behandelt. Die Kerne der hellen Hodenzellen (jüngere Spermatozoiden-Generation) sind geschrumpft. Die schon der Reife entgegengehenden Spermatozoiden der älteren Generation nehmen noch sämmtliche Stützzellentaschen ein. ** Veränderte Protoplasma-Anhängsel der älteren Generation, durch die Reagentien aufgebläht und im Begriff sich zu Eiweisskugeln umzuwandeln.

Fig. 9. Theil eines Samenkanälchens der Ratte (Müller'sche Flüssigkeit). Der Beginn der Anlage Spermatozoiden-Generation. Die Kerne der hellen Hodenzellen in der einen Hälfte geschrumpft.

Fig. 10. Stützzellen des Stierhodens aus Müller'scher Flüssigkeit. Die Kerne der in frühen Stadien befindlichen Samenzellen in charakteristischer Weise halbmondförmig geschrumpft.

Fig. 11 a—e. Stützzellen des Menschen aus Müller'scher Flüssigkeit isolirt. (An frischen Isolationspräparaten bieten sie dasselbe Ansehen.)

Fig. 12. Gerinnsel aus dem Lumen eines menschlichen Hodenkanälchens.

Digitized by Google

Literatur.

1) V. v. Ebner. Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen und die Entwickelung der Spermatozoiden bei den Säugethieren und beim Menschen. Leipzig. Engelmann 1871. 8°.

2) Fr. Merkel. Die Stützzellen des menschlichen Hoden. Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv 1871. p. 1.

3) E. Sertoli. Osservazioni sulla struttura dei canalicoli seminiferi del testicolo. Communicazione preventiva. Tolto dalla gazzetta medica Italiana — Lombardia. Serie VI. Tomo IV. Anno 1871.

4) Fr. Merkel. Ueber die Entwickelungsvorgänge im Inneren der Samenkanälchen. Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv 1871 p. 644.

5) V. v. Ebner. Bemerkungen zu Dr. Fr. Merkel's Abhandlung: „Ueber die Entwickelungsvorgänge im Innern der Samenkanälchen." Reichert und du Bois-Reymond's Archiv 1872. p. 250.

6) Prof. E. Neumann. Ueber die Entwickelung der Samenfäden. Zweite vorläufige Mittheilung. Centralblatt für d. med. Wiss. 1872. Nr. 56.

7) Albert Blumberg. Ueber die Entwickelung der Samenkörperchen des Menschen und der Thiere. Inaug.-Dissert. der med. Fac. zu Würzburg vorgelegt am 1. März 1873. Königsberg i. Pr. Hartung'sche Zeitungs- und Verlagsdruckerei.

8) Dr. Victor von Mihalkovics. Beiträge zur Anatomie und Histologie des Hodens. Aus dem physiol. Institute zu Leipzig. Abdruck aus den Berichten der math.-phys. Classe der Königl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften. 1873.

Digitized by Google

Entwicklung der Säugethierniere.

Von

Dr. B. Riedel, Prosector.

Hierzu Tafel III.

A. Embryonale Entwicklung.

Historisches. Die ersten Nachrichten über die Entwicklung der Nieren bei Säugethieren stammen von Rathke, der in Burdach's[1]) Physiologie die Harnkanälchen ziemlich junger Embryonen als gerade gestreckte, wenige Büschel bildende Röhren beschreibt, die am inneren Umfange der Nieren ihre Sammelpunkte finden und in den Harnleiter übergehen; im Uebrigen verbreiten sie sich strahlig in der Niere und enden an deren Peripherie mit einer Menge kleiner Auftreibungen gleich den Enden der Luftgefässe in den Lungen. Später winden sie sich sämmtlich in ihrer ganzen Länge, weil der Umfang der Niere nicht entsprechend ihrer Verlängerung zunimmt, wobei zugleich der sie zusammenhaltende Schleimstoff etwas abnimmt. Endlich, während die nach aussen gelegenen gewundenen Kanälchen sich verengern, behalten die nach innen gelegenen ihre frühere Dicke bei, strecken sich aber gerade und legen sich zu Ferreinschen Pyramiden an einander.

Joh. Müller[2]) bestätigte kurze Zeit darauf im Wesentlichen die Angaben Rathke's und kam zu dem Schlusse, dass die Rindensubstanz nach und nach entstehe in dem Theile der Nieren, in dem die Bündel der urinführenden Kanäle sich winden.

Die 3 Jahre später veröffentlichten eingehenderen Untersuchungen Rathke's[3]) über die Entwicklung der Säugethiernieren

---

[1]) Tom II. p. 573. Leipzig 1828.

[2]) De glaud. secern. struct. penit. Leipzig 1830. p. 94.

[3]) Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere. Leipzig 1833. p. 97.

Digitized by Google

erstreckten sich bis in eine sehr frühe Zeit des Embryonallebens hinein. Ein $6^1/_3$ Par. Linien langer Rindsembryo besass eine Niere mit warzenförmigen Hervorragungen; diese entsprachen den peripherischen Endigungen äusserst kleiner Kolben, die alle an der der Aorta zugekehrten Seite der Niere in einander übergingen. Er hielt diese Hervorragungen für die erste Andeutung der sich bildenden Harngefässe. Ein Harnleiter war hier noch nicht vorhanden, wohl aber bei einigen etwas älteren Embryonen, deren Niere aus „etlichen kleinen, gerade gestreckten, ein wenig kegelförmigen und an beiden Enden abgerundeten Körperchen bestand, die ihr dickeres Ende im äusseren, ihr dünneres Ende im inneren Rande der Niere hatten".

Diese kegelförmigen Körperchen schwellen später in ihrem äusseren Ende keulenförmig an und erscheinen dann deutlich hohl ihrer ganzen Länge nach; ob sie sich dann aber schon in das inzwischen aus einer Anschwellung des am inneren Rande der Niere verlaufenden Harnleiters hervorgegangene Nierenbecken öffnen oder nicht, ist noch nicht zu ermitteln. Sie sind aber jedenfalls Andeutungen der nachherigen Harngefässe; sie dehnen sich nun rasch in die Länge, werden allenthalben gleich weit und sind wegen ihrer raschen Verlängerung genöthigt sich zu schlängeln; schon in einer 2‴ langen Niere kommen starke Schlängelungen vor. Die Beschreibung der weiteren Entwicklung stimmt mit der früher gegebenen überein, doch erwähnt er noch ausdrücklich die Bildung der Marksubstanz in einer späteren Zeit des embryonalen Lebens und glaubt, dass sie aus später entstandenen Theilen der einzelnen Stämme der Harngefässe hervorgehen.

Malpighische Körperchen fand er schon in einer Schafsniere von $2^1/_2$‴ Länge. Sie erschienen ihm anfangs nur als einfache Kügelchen und erst wenn sie grösser geworden waren, konnte er eine Zusammenknäuelung aus zarten Blutgefässen bemerken.

Valentin[1]) lässt gleichfalls die Harnkanälchen als längliche mit blinden kolbigen Enden sich schliessende Gefässe entstehen, welche nach der inneren Seite hin spitz zulaufen und mit einander convergiren, ohne jedoch zuerst mit dem Nierenbecken zu communiciren.

Sie werden nach und nach dünner und länger, behaupten aber nach ihm, im Gegensatz zu Rathke, nach innen stets die

[1]) Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Berlin 1835. p. 411.

Digitized by Google

mehr gestreckte Form und sind als solche büschelförmig zu Ferreinschen Pyramiden vereinigt, während sie peripherisch sich winden und verknäueln. Damit ist der Gegensatz zwischen Cortical- und Medullarsubstanz gegeben. Zu dieser Zeit sollen auch erst die Malpighischen Gefässknäuel entstehen, und zwar sollen sie stets gleich von Anfang an Blutgefässe besitzen, da Injectionsmassen von der Aorta aus eingespritzt stets in die Knäuel eindrangen, wenn auch nicht immer gleich deutlich. Genaueres über die Genese der Malpighischen Körper brachte erst lange Zeit später Remak, der bekanntlich die Gefässknäuel ganz unabhängig von den Epithelialröhrchen zur Ausbildung kommen liess [1]). Letztere mit ihrem blinden Ende auf den Glomerulus treffend sollen nach und nach immer tiefer durch denselben eingestülpt werden, so dass endlich der Glomerulus bis auf die Eintrittsstelle seiner Blutgefässe gänzlich von dem eingestülpten Theile des Harnkanals umfasst wird. Dieser Auffassung von der Entwicklung der Malpighischen Körper trat Koelliker [2]) entgegen.

Er liess sie hervorgehen aus den soliden kolbig verdickten Enden der Harnkanälchen-Anlagen. Die inneren Zellen dieser birnförmigen oder rundlichen Körper sollen zu Capillaren werden, dann an 2 Orten mit den äusseren Gefässen in Zusammenhang treten, die äusseren zu einem Epithel, das mit dem der Harnkanälchen sich verbindet und wie dieses mit einer Membrana propria sich umgiebt, die natürlich, wo die Gefässe zu- und abtreten, fehlt und daher hier wie durchbohrt wird. Hinsichtlich der Entwicklung der Harnkanälchen machte dieser Forscher zunächst darauf aufmerksam, dass die von Rathke und Valentin als erste Anlagen der Harnkanälchen beschriebenen kolbenförmigen Gebilde offenbar die Nierenkelche gewesen seien. Aus diesen sprossen dann erst die Harnkanälchen hervor, die rasch in die Länge wachsen und sich winden; anfangs sind sie solide und ohne Membrana propria; im Laufe der Entwicklung erst bildet sich die Höhlung aus, indem vermuthlich eine Flüssigkeit zwischen den Zellen sich ansammelt; die Membrana propria verdankt wahrscheinlich ihren Ursprung einem von den Zellen ausgeschiedenen Plasma. Das nächste Decennium brachte nichts Neues hinsichtlich der Nierenentwicklung, bis die epochemachende Arbeit von Henle [3]) erschien, an die sich sofort

[1]) Untersuchungen zur Entwicklung der Wirbelthiere. 1855. p. 121.

[2]) Mikroskopische Anatomie. II. 2. p. 368.

[3]) Zur Anatomie der Niere. Göttingen 1862.

Digitized by Google

eine Anzahl zum Theil auch die Entwicklung dieses Organes berücksichtigenden Aufsätze anschloss.

Colberg[1]) beschrieb in den Nieren älterer menschlicher Embryonen Harnkanälchen, die an der Peripherie der Niere entweder sich kolbig erweitern oder 2—3 Mal aufgerollt erschienen. In diesen aufgerollten Enden, die dieselbe Grösse hatten wie die Malpighischen Körperchen, konnte er anfangs keine Gefässknäuel wahrnehmen, weshalb er sie Pseudoglomeruli nannte. Später gaben ihm jedoch von der Aorta aus ins Werk gesetzte Injectionen die Ueberzeugung, dass auch diese Aufknäuelungen ächte Glomeruli beherbergten.

Schweigger-Seidel[2]) nennt die Schilderung Colberg's der Hauptsache nach richtig, constatirt ferner, dass die Niere peripherisch durch Neubildung wachse, während das Mark sich durch Streckung der Sammelröhren und der zwischen ihnen liegenden Schleifen in das Nierenbecken hinein bilde. Derselbe machte seine Untersuchungen übrigens ebenso wie Colberg an Nieren etwas älterer Embryonen.

Der nächstfolgende Beobachter Kupffer[3]) dagegen ging auf die erste Entwicklung der Harnkanälchen zurück. Er lässt sie unabhängig vom Nierenbecken als solide Zellenballen von gekrümmtem Verlaufe entstehen; er giebt jedoch die Möglichkeit zu, dass ein später auftretendes 2. System von Harnkanälchen einen anderen Ursprung hat. In neuester Zeit ist jedoch die Ansicht, dass die Harnkanälchen unabhängig von der Ureterverzweigung entstehen, nur für einen Theil des Kanalsystems als richtig hingestellt worden durch eine Arbeit seines Schülers A. Thayssen[4]). Derselbe lässt die Sammelröhren und Schaltstücke durch hohlsprossenartige Ausstülpungen vom Ureterensystem aus entstehen, während die Henle'sche Schleife sammt gewundenem Kanale und dazu gehörenden Malpighischen Körperchen sich selbstständig in der Nierenanlage aus einem soliden Zellenballen entwickeln. Mit dieser Angabe tritt Thayssen in directen Widerspruch zu allen älteren Autoren, die sämmtlich die gewundenen Kanäle durch Verlängerung und dadurch bedingte Schlängelung der in einer

---

[1]) Centralblatt für die med. Wiss. 1863. No. 49.
[2]) Die Nieren des Menschen und der Säugethiere. Halle 1865.
[3]) Schultze's Archiv 1865. p. 244.
[4]) Centralblatt für die med. Wiss. 1873. No. 38.

Digitized by Google

früheren Zeit allein vorhandenen geraden resp. leicht gebogenen Kanäle entstehen liessen.

Methode. Um so complicirte Objecte, wie embryonale Nieren, mit Erfolg untersuchen zu können, war es zuerst nöthig, eine Isolationsmethode aufzufinden, mittelst derer die zum Theil eben erst neu entstandenen wenig resistenten Bestandtheile derselben möglichst intact und doch zugleich vollständig isolirt werden konnten.

Die vielfach in Gebrauch gezogene concentrirte Salzsäure ist nicht geeignet, wie schon Schweigger-Seidel[1]) hervorhebt, „da sie das Zwischengewebe nicht ordentlich löse, sondern in eine gallertige Masse verwandele, andererseits weil die Kanälchen hier noch keine oder eine wenig entwickelte Membrana propria besässen und desshalb leicht zerfielen". Diese Uebelstände sind fast ganz zu vermeiden, wenn die Salzsäure zur Wirkung kommt nach vorhergehender Anwendung von Osmiumsäure-Lösung. Diese macht je nach ihrer Concentration, je nach der Dauer und Art ihrer Anwendung das neugebildete Gewebe verschieden resistent gegen die Salzsäure. Selbst in Form einer 1 % Lösung in den Ureter injicirt, wenn gleichzeitig eine Injection der Blutgefässe mit farbigen Massen beabsichtigt wird, thut sie vollständig ihre Dienste. Noch besser allerdings wirkt sie durch die Arterien injicirt, während einfaches Einlegen der Nieren in die Lösung die ungünstigsten Resultate giebt. Eine länger dauernde Einwirkung der Säure macht auch die Zellkerne widerstandsfähig gegen die Salzsäure, zugleich aber auch das zwischen den Harnkanälchen liegende Gewebe so resistent, dass eine Isolation derselben nicht zu Stande kommt. Je nach dem Alter der Embryo, je nach der Vollständigkeit der Injection ist die Wirkung der Salzsäure eine verschiedene; nie ist es möglich, das Zustandekommen eines guten Präparates vorherzusagen.

Nach der Injection mit Osmiumsäure wird die Niere sofort in concentrirte Salzsäure geworfen, in der sie 6—12 Stunden bleibt. Nachdem die Salzsäure durch Wasser ersetzt ist, trennt ein Schnitt mit der Hohlscheere die am meisten peripherisch gelegenen Theile der Niere, auf deren Untersuchung es, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, bei Anwendung dieser Methode am meisten ankommt, ab; das Präparat kann ohne Anwendung von Färbemitteln nach sanftem Zerzupfen sogleich in Glycerin untersucht werden.

---

[1]) l. c. p. 55.

Digitized by Google

Zu Schnittpräparaten eignen sich ebenfalls am besten mit Osmiumsäure injicirte Nieren. Selbstverständlich kommen aber auch nach anderen Methoden behandelte Präparate zur Anwendung; Injectionen in die Harnkanälchen, die beim Embryo und neugeborenen Thiere bekanntlich leicht bis in die Bowman'sche Kapsel hinein gelingen, Injectionen in die Blutgefässe etc.

Eigene Untersuchung. Schweigger-Seidel hat angegeben, dass die Entwicklung der Säugethierniere vor und nach der Geburt des Thieres eine ganz verschiedene sei. Dieser Satz, allgemein hingestellt, ist nicht richtig. Es differirt nämlich die Ausbildung dieses Organes bei verschiedenen Thierspecies stark im Momente der Geburt. Blind geborene Thiere besitzen nicht allein, wie M. Schultze fand, unentwickelte der Stäbchen und Zapfen entbehrende Augen, sondern auch andere Organe, z. B. die Leber und besonders die Nieren, stehen auf einer Entwicklungsstufe, die von den gleichen Organen des Kalbes z. B. schon längere Zeit vor der Geburt erreicht wird. Der Mensch hält zwischen den blind und sehend geborenen Thieren ungefähr die Mitte sowohl hinsichtlich der Ausbildung seiner Retina, als der seiner Nieren, wird also verhältnissmässig früher geboren, als das Rind. Der Vortheil, den das Rind von dieser grösseren Ausbildung bei der Geburt hat, wird dem Menschen gegenüber aber bekanntlich wieder ausgeglichen durch die Kürze der Zeit, die ihm im Gegensatze zu diesem bis zur Pubertät zugemessen ist.

Es kann darnach der Termin der Geburt nicht als Wendepunkt im Entwicklungsmodus bezeichnet werden, sondern es muss in jedem Falle mittelst des Mikroskopes der Zeitpunkt bestimmt werden, an dem die embryonale Entwicklung ihr Ende erreicht hat und die postembryonale beginnt.

Bei blind geborenen Thieren liegt dieser Wendepunkt zwischen dem 13—15. Tage post partum, beim Kalbe ist er schon längere Zeit vor der Geburt erreicht. Die Niere des Menschen ist bei der Geburt ungefähr so weit entwickelt, als die eines Hundes 10 Tage post partum [1]).

Beginne ich nun zunächst mit der Entwicklung der einzelnen die Niere aufbauenden Elemente, speciell mit derjenigen der Sam-

[1]) Das Präparat stammt von einem inter partum abgestorbenen, aber völlig ausgetragenen gut entwickelten Kinde, das ich der Güte des Herrn Professor Winkel in Dresden verdanke.

Digitized by Google

melröhren, so geben die mir zu Gebote stehenden Präparate hinreichend Aufschluss über ihre Entstehung.

Ein 2,3 Cm. langer Rindsembryo besitzt an der Innenseite des Wolf'schen Körpers eine Niere, deren Querdurchmesser dort, wo der Ureter in sie eintritt, 0,75 Mm. ist. Die Substanz der Niere besteht aus embryonalen Zellen von verschiedener Gestalt und Grösse; die Contouren derselben sind meist sehr undeutlich; desto deutlicher treten die Kerne hervor.

Sie sind um Kanäle herumgelagert, die aus dem Ureter hervorgehend nach der Peripherie der Niere zustreben.

Der Zusammenhang derselben mit dem Ureter ist entweder ein unmittelbarer oder ein mittelbarer; ein unmittelbarer dort, wo der Ureter eintritt, indem sich von seiner Eintrittsstelle an sofort ein Kanal geraden Weges nach der Peripherie der Niere begiebt (Fig. 1. ku); ein mittelbarer ober- und unterhalb (das Thier mit der Längsaxe vertical gestellt gedacht) des Uretereintrittes, in dem die nach der Peripherie zustrebenden Kanäle erst in 2 primär vom Ureter abgehende, nach oben und unten verlaufende Aeste (Fig. 1 a.) münden; letztere erreichen endlich ganz oben und unten auch die Peripherie. Dort nun enden sämmtliche Kanäle mehr oder weniger verbreitert, selbst hohlknospenartige Ausstülpungen nach mehreren Seiten aussendend, die verschieden weit, die längsten leicht gebogen unter der Peripherie der Niere entlang ziehen. Die Kanäle sind mit einem 3—5schichtigen Epithel ausgekleidet, das 0,024 bis 0,05 Mm. hoch aus Zellen mit undeutlichen Contouren und sehr verschieden grossen Kernen besteht. Gleiches Epithel setzt sich in den Ureter fort, dessen Durchmesser ungefähr gleich ist dem der Kanäle. Die Kanäle, die nicht alle gleich dick sind (zwischen 0,05 bis 0,08 Mm. schwankend) sind scharf gegen die umbiegenden Zellen abgesetzt, die nur in relativ dünner Schicht die peripherischen Endigungen der Kanäle überziehen, sie dadurch von der durch embryonale Bindegewebsfasern gebildeten Nierenkapsel trennend. Irgendwelche differencirte Gebilde lassen sich sonst in dem embryonalen Zelllager nicht erkennen; nur dort, wo die hohlknospenartigen Fortsätze der Kanäle gegen die embryonalen Zellen andrängen, sind letztere besonders in der directen Fortsetzung der Ausstülpungen dichter an einander gelagert, rundliche Zellhaufen bildend (Fig. 1 B.). Diese Zellhaufen, welche Hauptfactoren bei der Nierenentwicklung sind, sollen später eingehend erörtert werden. Den Character der die Peripherie erreichenden Kanäle in ihrer

Digitized by Google

ganzen Länge sicher zu bestimmen, erscheint in dieser Zeit der Entwicklung allerdings noch zu gewagt; wahrscheinlich aber ist es, dass die peripherisch hervorgetriebenen Endknospen schon die ersten Anlagen der Sammelröhren darstellen, da, wie sich später ergeben wird, eine dichtere Anhäufung embryonaler Zellen um das peripherische Ende eines Kanales stets beweist, dass das betreffende Kanalstück das Ende eines Sammelrohres sei. Ein etwas grösserer Katzenembryo giebt übrigens sofort Gewissheit darüber, dass aus der ersten Sprossenbildung des Ureterzweiges sogleich ein Sammelrohr hervorgeht. Die Niere zeigt hier noch fast dasselbe Aussehen, als die des Rindsembryo, die Kanäle sind noch mit einem mehrschichtigen Epithel ausgekleidet, die Sprossen gehen kaum weiter unter der Peripherie der Niere entlang, doch sind die Zellanhäufungen, welche sie umgeben, schon weit dichter und zum Theil schon als deutlich differenzirte Gebilde mit ihnen in Zusammenhang getreten. Wie viele Sammelröhren aus je einem Ureterzweige hervorgehen, ist mit Sicherheit schwer zu sagen; auf Schnittpräparaten zeigen sich regelmässig 2 Knospen in einer Ebene gelegen; es ist eben wegen der Regelmässigkeit dieses Befundes sehr wahrscheinlich, dass mehr als 2 Sprossen aus jedem Ureterzweige hervorschiessen, so den Grund legend zu der späteren büschelförmigen Anordnung der Sammelröhren. Wie nun bei diesem Embryo das Epithel von Sammelrohr und Ureterzweig mit einander übereinstimmt, so auch bei einem etwas älteren Schweineembryo (3,5 Cm. lang) [1]), nur dass hier das Epithel fast durchgängig ein einschichtiges Cylinderepithel geworden ist, ebenso das des Ureters, dessen Durchmesser noch immer so gross ist, als der seiner Verzweigungen.

Der Uebergang von der Ureterverzweigung in das Sammelrohr ist auch hier noch ein ganz sanfter, nur an einer ganz geringen Verkleinerung des Durchmessers ist das Sammelrohr kenntlich. Dasselbe zieht leicht gebogen zur Peripherie, um dort entweder kolbenförmig erweitert blind zu enden, oder weniger anschwellend umzubiegen und nach kürzerem oder längerem Verlaufe mit mehr oder weniger entwickelten Malpighischen Körpern in Verbindung zu treten. Ist das Malpighische Körperchen weit in seiner Ent-

[1]) Die Epithelien der Kanäle vom Wolff'schen Körper zeigen bei diesem Thiere an Präparaten aus Müller'scher Lösung eine ähnliche Zusammensetzung aus einzelnen Stäbchen, wie sie von Heidenhain für bestimmte Abschnitte der Harnkanäle angegeben ist.

Digitized by Google

wicklung fortgeschritten, so kleidet auch den Theil des Kanales, der umbiegend und sich stark schlängelnd nach den Malpighischen Körperchen hinstrebt, dasselbe hohe Cylinderepithel aus (0,023 Mm.), das im Ureterzweige resp. im Sammelrohre sich findet. Auch der Durchmesser beider Kanäle ist der gleiche, so dass histiologisch beide nicht von einander zu unterscheiden sind, sondern nur der Lage nach. Eine Membrana propria fehlt ausgebildeten Kanälen ebenso wenig hier, als bei den jüngeren Embryonen. Das zwischenliegende embryonale Zelllager ist hier gegen früher etwas spärlicher geworden; irgendwelche differenzirte Bildungen mit vorwiegender Ausdehnung in einer Richtung, wie sie von Kupffer allerdings bei jüngeren Embryonen als solide Zellstränge beschrieben wurden, sind weder hier noch bei den jüngeren Embryonen sichtbar. Es würde auch, da das embryonale Zellgewebe stets nur in dünner Schicht die peripherischen Enden der Kanäle überzieht, kaum Platz sein für Gebilde, die sich in irgend beträchtlicherer Längenausdehnung ohne Zusammenhang mit der Ureterverzweigung im embryonalen Zelllager bilden wollten. Ebenso wenig gelang es, die von Kölliker beschriebenen soliden von den Ureterverzweigungen ausgehenden Zellstränge zu finden, die erst nachträglich hohl werden sollen. Die wenigen Kanäle, die wirklich auf den ersten Blick hin solide zu sein schienen, waren solche, die unterhalb des allerdings nur geringen Lumens der Länge nach durchschnitten waren. Eine solide Anlage der Sammelröhren muss ich also in Abrede stellen, wohl aber stimmt der Befund an dem Schweineembryo sonst sehr gut überein mit dem, den Kölliker am 3monatlichen menschlichen Embryo erhob, namentlich damit, dass diese Niere nur gewundene Kanäle enthalten habe.

Wenn Schweigger-Seidel diese Angabe Köllikers als eine nicht streng zu nehmende bezeichnet und das Vorkommen von geraden Kanälchen schon in dieser Zeit constatirt, so ist diese Differenz nur dadurch erklärlich, dass Schweigger-Seidel doch einen etwas älteren Embryo vor sich gehabt haben muss. Wenn er aber hinzusetzt: „Die geraden Kanälchen, welche die ganze Nierensubstanz durchsetzen, fallen nur wegen ihrer geringen Entwicklung nicht in die Augen, so ist das entschieden wenigstens bei Thieren nicht zutreffend, da dieselben im Gegentheil, je jünger das Thier, um so deutlicher hervortreten und bei sehr jungen Embryonen peripherisch nicht nur relativ, sondern auch absolut dicker sind, als selbst beim erwachsenen Thiere.

Digitized by Google

Dies gilt nicht nur für die bis jetzt betrachteten Embryonen, bei denen der Kanal peripherisch und central ein gleich starkes Kaliber hat, sondern auch für die nächst älteren Thiere, die in meinem Besitze sind, Rindsembryonen von 7 Cm. Länge (Fig. 2). Hier hat das Sammelrohr schon annähernd die dem erwachsenen zukommende Form, ist nach dem Hilus der Niere zu dick, um sich peripherisch zu verjüngen. Noch immer ist der Uebergang in den mit hohem einschichtigen Cylinderepithel (0,03 Mm. hoch) ausgekleideter Ureterzweig ein unmerklicher, gleich hohes Epithel kleidet den Anfang des Sammelrohres aus, um sich jedoch rasch entsprechend der Verjüngung des Rohres zu verkleinern, das aber nach 3—4maliger Theilung noch immer einen grösseren Durchmesser besitzt als in späterer Zeit das peripherische Ende. Damit ist also das Sammelrohr definitiv fertig, nur die Länge seiner einzelnen Theile muss sich noch mannigfach ändern; ebenso fällt es auf, dass das Sammelrohr bis zu seinem centralen Ende hin noch immer von einer tunica propria überzogen ist im Gegensatze zum Ductus papillaris der reifen Niere.

Das embryonale Zelllager, das früher auch im mittleren Theile der Niere den Raum zwischen den Kanälen ausfüllte, ist hier verdrängt durch die inzwischen mächtig angeschwollene Masse der gewundenen Kanäle und umhüllt nur noch ganz spärlich die Sammelröhren.

Nichts deutet darauf hin, dass hier, ebenso wenig beim vorher betrachteten Embryo, eine nachträgliche Kanalbildung vom Ureterzweige aus erfolge, wie das Kölliker anzunehmen geneigt ist. Die zuerst gebildeten Sammelröhren verdanken ohne Zweifel einem Ausstülpungsprocesse vom Ureterzweige aus ihre Entstehung, aber dieser Process hört auf, sobald aus je einem Ureterzweige die erste Generation von Sammelröhren hervorgegangen ist. Aus ihren peripherischen Enden gehen, wie das später eingehender geschildert wird, secundäre Aeste hervor, aus denen bald neue entspringen, dadurch die baumförmige Figur des fertigen Ductus papillaris mit seinen Verzweigungen hervorbringend. Wenn also Kölliker[1]) angiebt: „einmal gebildet mehren sich die Harnkanälchen immer mehr, wahrscheinlich durch directe Bildung von den Nierenkelchen aus und dann durch Sprossenbildung von den vorhandenen Kanälchen", so lässt sich aus den mir zu Gebote stehenden Präparaten

[1]) l. c. p. 73.

Digitized by Google

eine solche doppelte Entstehungsart nicht neben einander, sondern nur hinter einander constatiren. Damit soll nicht gesagt sein, dass alle primären Sammelröhren zu gleicher Zeit aus dem Ureterzweige entstehen, folglich zu jeder Zeit alle gleich weit in der Entwicklung fortgeschritten sein müssen. Ihre Entstehung hängt ohne Zweifel von der mehr oder weniger weit fortgeschrittenen Ausbildung der Ureterverzweigungen ab; deren Sammelröhren bildende Thätigkeit hat aber z. B. beim 3,5 Cm. langen Schweineembryo vollständig aufgehört; von da an sind die Sammelröhren zwecks Vermehrung auf sich selbst angewiesen.

Gehe ich nun über zur peripherischen Endigung der Sammelröhren, so treten hier im Laufe der Entwicklung ganz characteristische Verschiedenheiten hervor, die, so viel Aehnlichkeit auch sonst die peripherischen Schichten der Niere im Ganzen von einer gewissen Zeit des embryonalen Lebens an haben, doch sofort eine Diagnose auf das Alter des Embryo erlauben.

Hervorgehoben ist schon öfter die kolbenförmige Anschwellung des Sammelrohres an der Peripherie; diese ist stets vorhanden, gleichgültig, ob der Kanal eben aus der Ureterverzweigung hervorging, oder ob er nach Abgabe von verschiedenen Aesten die Peripherie der Niere, erreicht. Die Grösse dieser Anschwellung ist aber verschieden. Sie wächst, allerdings nur unbedeutend, mit der Grössenzunahme der Niere und damit zugleich nimmt auch, nur viel stärker, das Lumen dieser Anschwellung zu. Vorhanden ist das Lumen immer, doch ist es zuerst klein, weil (beim Rindsembryo von 2,3 Cm.) sämmtliche Epithelien des Kanales, so auch die der Anschwellung mindestens 2schichtig sind. Später wird das Lumen grösser, der Canal des Sammelrohres verbreitert sich beträchtlicher, doch der am weitesten peripherisch gelegene Theil der Anschwellung trägt noch immer 2—3schichtiges Epithel, das ohne scharfe Grenze in das nunmehr einschichtige des Sammelrohres übergeht (Rindsembryo von 7 Cm.) Fig. 2 a. Später schwindet die doppelte Zellschicht auch an der Basis der ampullenförmigen Verbreiterung und macht einer einfachen Platz; diese Zellen sind aber meist immer etwas höher als diejenigen, welche die Seitenwand der Ampulle resp. die engere Parthie des Sammelrohres vor der Erweiterung auskleiden (Fig. 8). Wenn also Schweigger-Seidel[1]) angiebt, es handle sich bei den peripherischen Verbreiterungen der

[1]) l. c. p 57.

Digitized by Google

Sammelröhren nicht um eine Vergrösserung des Lumens, sondern um eine Verdickung des inneren Zelllagers, so hat dies höchstens Geltung für die zuerst entstandenen Sammelröhren, später ist immer das Lumen beträchtlich vergrössert. Die von ihm aufgestellte Ansicht, dass von der Zellanhäufung das Längenwachsthum der betreffenden Kanälchen abhänge, indem hier gewissermassen das Material zur Auskleidung derselben gebildet werde, ist ohne Zweifel für jüngere Embryonen die richtige. Mit dem Schwinden dieser Verbreiterungen hört das embryonale Wachsthum der Nieren auf; der Kanal zieht sich rasch in die Länge und zwar so rasch, dass man z. B. beim 7 Tage alten Hunde noch deutliche Verbreiterungen findet, beim 13 Tage alten nicht mehr.

Bevor ich nun auf die Gebilde übergehe, welche an die peripherischen Enden der Sammelröhren sich anschliessen, muss ich die Aufmerksamkeit mit einigen Worten auf das schon öfter erwähnte embryonale Zelllager lenken. Dasselbe umhüllt, wie bei der Beschreibung der kleinsten Embryonen hervorgehoben wurde, in gleicher Weise sowohl Ureterzweige als erste Anlagen der Sammelröhren und besteht aus theils rundlichen, theils länglichen Zellen mit grossem Kerne; zahlreiche Blutgefässe durchziehen dasselbe.

Je älter der Embryo wird, um so mehr zieht sich die embryonale Zellschicht auf den centralen, dem Hilus der Niere zunächst gelegenen, und den peripherischen Theil der Niere zurück und bildet hier eine Lage, aus der die sämmtlichen noch nicht gebildeten Theile der Niere hervorwachsen (Fig. 2). Unmittelbar unter der Kapsel gelegen überzieht es die ampullenförmigen Verbreiterungen der Sammelröhren und schickt von da aus mehr oder weniger weit nach dem Hilus der Niere zustrebende, im Mittel 0,05 Mm. lange Septa zwischen die Kanälchen hinein (Fig. 3ᵃs), dieselben dadurch ringsum gegenseitig abschliessend und besondere Fächer bildend, in denen die Ampulle steckt, wie z. B. das Capitulum radii in seiner nach unten sich trichterförmig verengenden Kapsel.

Diese Schicht embryonalen Gewebes ist schon von Schweigger-Seidel beschrieben und als Anhäufung von Bildungs-Material für den Aufbau der Nieren bezeichnet worden. Er lässt jedoch von der Peripherie einzelne Streifen von Bildungsmaterial bis zum inneren Rande des Parenchyms ziehen, wodurch die Niere schon früh in einzelne Renculi zerfiele, und glaubt, dass das Wachsthum

Digitized by Google

der Niere durch Neubildung erfolge an den vom Hilus abgewendeten Schichten der so hergestellten Renculi. In den mir vorliegenden Präparaten nun kommen derartige Streifen von Bildungsmaterial, die bis zum inneren Rande des Parenchyms zögen, nie zur Beobachtung; auch dann, wenn die Rinderniere nach Erreichung einer gewissen Grösse (Rindsembryo 18 Cm. lang) wirklich in einzelne Renculi zu zerfallen beginnt entsprechend der beginnenden Papillenbildung, ragt an der Trennungsstelle je 2er Renculi die embryonale Zellschicht nicht tiefer nach dem Hilus der Niere zu, als auf der Mitte der Abtheilung. Diese embryonale Zellschicht nun bleibt ebenso wie die Erweiterung der Sammelröhren so lange bestehen, als die Niere nach embryonalem Typus wächst; ihre Mächtigkeit nimmt mit der Zeit etwas, aber nicht viel, ab. Die Gruppirung der Zellen differirt nun ganz ungemein; diese Verschiedenheit ist aber nicht zufällig, sondern wird in jedem Falle bedingt durch entsprechende Entwicklungsstadien, die das peripherische Ende des Sammelrohres durchmacht. Dieses nämlich endet mit der Basis seiner Ampulle, von einer Tunica propria überzogen, blind unter der embryonalen Zellschicht. (Durch Umherrollen des isolirten Sammelrohres auf dem Objectträger lässt sich diese blinde Endigung leicht constatiren.) Der Uebergang der Basis der Ampulle in die Seitenwand ist nun entweder einfach abgerundet glatt, oder es gehen von der Uebergangsstelle der Seitenwand zur Basis Kanäle mit mehr oder weniger deutlichem Lumen oder auch des Lumens entbehrende Zellstränge ab, die sämmtlich die Richtung nach dem Hilus der Niere einschlagen. Glatte Abrundung, Abgang vom Zellstrang, Abgang vom Kanal finden sich an den meisten Ampullen zu gleicher Zeit, so dass ein isolirtes Sammelrohr das Aussehen einer hohlen, oben verbreiterten sogenannten Traueresche hat, von deren Spitze einzelne theils hohle, theils solide Zweige nach abwärts ragen, während ein grosser Theil des oberen Randes frei von abgehenden Zweigen bleibt.

Liegt nun das embryonale Zelllager dem Tubulus an der Stelle gegenüber, an der keine Kanäle abgehen, so kann die Gruppirung der Zellen einmal so sein, dass die dem Tubulus zunächst gelegenen, meist von rundlicher Gestalt dicht an einander gedrängt in einfacher Schicht gleichsam die Kapsel — das Bild von der Kapsel des Capitulum radii festgehalten — nach innen abschliessen (Fig. 3ᵃs). An diese dem Kanale resp. der Ampulle zunächst gelegenen Rundzellen schliessen sich mehr läng-

Digitized by Google

liche an, die in den Septis mit dem grössten Durchmesser meist radiär vom Hilus der Niere zur Peripherie gerichtet sind; sie bilden die Hauptmasse des Septum und schliessen sich peripherisch an ähnliche, aber weniger regelmässig gelagerte Zellen an (Fig. 3ᵃs). Durch diese Schicht verlaufen zahlreiche vom Innern der Niere nach der Peripherie aufsteigende Blutgefässe, die sich dort im Gewebe unter der Kapsel verbreiten. In anderen Fällen ist die Gruppirung der Zellen eine andere; statt einer einfachen Schicht Rundzellen, welche die Innenwand der Kapsel auskleiden, sieht man mehrere Schichten, die dicht an einander gelagert von der Parthie der Kapsel, welche der Basis der Ampulle gegenüber liegt, nach der einen Seitenwand der Kapsel sich herumziehen, von Farbstoffen stärker tingirt werden und sich deutlicher gegen die umliegenden Zellen als zu einander gehörende Gruppe abzugrenzen scheinen. In noch anderen Fällen ist die Zellanhäufung eine noch dichtere, der Contact der einzelnen Zellen mit einander wird ein so inniger, dass sie, während man sie bis dahin nur an Schnittpräparaten zur Beobachtung bekam, nun auch in Isolationspräparaten aus Osmium als zusammenhängende Zellballen findet, die einerseits mit der peripherischen Zellschicht, andererseits mit den embryonalen Zellen, die nach dem Hilus zu liegen, besonders fest in Verbindung bleiben.

Die Figur 3ᵇ bringt das Bild eines jener zahlreich im Isolationspräparate umherschwimmenden Zellballen, die keine blossen Kunstproducte sein können, weil ganz gleich geformte Zellgruppen auch im Schnittpräparate sichtbar sind, und nicht nur gleich geformte, sondern auch topographisch gleich gelagerte, besonders mit den peripherischen Zellen in gleich breiter Verbindung stehende (Fig. III B.). Noch ist keine Spur einer Differenzirung in diesem Zellhaufen vorhanden, und doch liegt in ihm das Material zu dem ganzen Harnkanalsystem, das sich an das Sammelrohr anschliesst, so wie zum Malpighischen Körperchen verborgen. Um sich nun zu diesen verschiedenen Gebilden umzugestalten, muss er sich erst in Zusammenhang mit dem Sammelrohr setzen, das durch eine Tunica propria abgeschlossen ihm mit seiner Ampulle gegenüber liegt.

Um diesen Uebergang, die Art und Weise der Vereinigung zu sehen, bedarf es einer ganz besonders glücklichen Schnittführung. Bedenkt man, dass die ganze Entwicklung der Niere, soweit sie auf Neubildung beruht, in dem verhältnissmässig schmalen peri-

Digitized by Google

pherischen Saume, der embryonale Zellen enthält, vor sich geht, dass hier sehr viele verschiedene Entwicklungsstadien vertreten sind, ferner, dass die Zeit, innerhalb welcher die Anlagerung und Verschmelzung der Ampulle mit dem Zellenhaufen vor sich geht, ohne Zweifel nur eine kurze ist, endlich dass diese Vereinigung rings an der Peripherie der Ampulle stattfinden kann und nur einen beschränkten Raum erfordert, so ist es erklärlich, dass man nur selten ein Präparat, wie das in Fig. 3ª gezeichnete, bekommt. Hier fehlt der einen Seitenwand der Ampulle die Tunica propria, sie ist ohne Zweifel eingeschmolzen und die Zellen des Sammelrohres gehen ohne Grenze in Zellen des embryonalen Zellballens über bei B. Damit ist die Vereinigung des Sammelrohres mit dem Zellballen bewerkstelligt. Die hier bestehende relativ breite Verbindungsbrücke zwischen beiden verschmälert sich nun bald, sie rückt dabei weiter nach der Uebergangsstelle von der Seitenwand der Ampulle zur Basis derselben, während der Zellballen sich inzwischen von den ihn umgebenden Zellen abzulösen sucht. Zuerst geschieht dies an seiner vom Sammelrohre abgewendeten Seite, dann an seiner oberen der Peripherie der Niere zugekehrten Seite durch Bildung einer Tunica propria, die jedoch eine Stelle seiner oberen Seite freilässt, welche somit im Zusammenhange mit den peripherischen Zellen bleibt. Nach dem Hilus der Niere zu bleibt ebenfalls der Zellenballen in genauem Contacte mit den dort liegenden Zellen; hier haben seine im Uebrigen rundlichen Zellen eine etwas mehr längliche Form und schliessen sich, einen mehr oder weniger weit herabragenden Zapfen bildend, an ähnlich geformte dort liegende embryonale Zellen an. Jetzt beginnt auch die erste Spur einer Differenzirung in seinem Inneren in Gestalt eines kleinen länglichen Hohlraumes, über dessen Entstehung Genaueres nicht zu eruiren war.

Fig. 4. giebt eine Anschauung von dem Aussehen des Zellenballens zu dieser Zeit. Diese selbstständig im Inneren des Zellenballens entstandene Höhle setzt sich nun binnen Kurzem in Zusammenhang mit dem Lumen des Sammelrohres, wenn auch anfangs nur mittelst einer feinen Spalte (Fig. 5 h.). Zugleich machen sich auch Veränderungen am Zellenballen bemerkbar, die zu der Blutgefässbildung in Beziehung stehen. Dort nämlich, wo derselbe mit den peripherisch gelegenen Zellen im Zusammenhange blieb, sinkt er, scheinbar wenigstens, an einer circumscripten Stelle ein, so dass er auf dem optischen Längsschnitte wie eingekerbt erscheint

Digitized by Google

(Fig. 5 g.), und in diese Kerbe sieht man deutlich faseriges Blutkörperchen einschliessendes Gewebe eintreten, und dahinein dringt auch von der Aorta aus injicirte Masse. Da nun die Gefässe als solche mit Sicherheit erst jetzt zu erkennen sind, die Niere aber zum Studium der Gefässentwicklung, auf die es hier ja ankommt, sich nicht eignet, so kann die Frage, ob eventuell Gefässanlagen gleich von Anfang an im Zellballen enthalten waren, die sich erst später deutlich mit Blut füllten, nicht entschieden werden. Ganz unwahrscheinlich ist dies immerhin nicht, da der Zellballen ja stets mit den peripherisch gelegenen Zellen in Verbindung blieb; in diesen verlaufen aber zahlreiche Blutgefässe; von ihnen ausgehende zarte Sprossen könnten gleich von Anfang an im Zellballen gelegen sein und sich in derselben Zeit zu deutlichen Gefässen umwandeln, innerhalb welcher der Zellballen sich soweit entwickelt, wie er auf Fig. 5. gezeichnet ist, ein Vorgang, über dessen Zeitdauer ja auch nur eine ungenaue Vorstellung möglich ist. Doch, wie gesagt, mit Sicherheit lässt sich die Sache nicht entscheiden. Es muss also die oben gemachte Angabe, dass aus einem soliden Zellenballen das ganze Harnkanalsystem excl. das Sammelrohr und ferner das Malpighische Körperchen entstehe, dahin modificirt werden, dass ein Theil des letzteren, der Glomerulus vielleicht durch secundäres Hineinwachsen von Gefässen in den Zellballen entsteht.

Kolberg hat, wie oben erwähnt, Gebilde, wie sie in Fig. 5. dargestellt sind, vielleicht etwas weiter entwickelt und nach ihm anfangs ohne Blutgefässe, mit dem Namen Pseudoglomeruli bezeichnet. Da eine gewisse Aehnlichkeit mit einem Glomerulus da ist und der Name nun einmal existirt, so mag er auch hier für die Anlage von Malpighischem Körper und Harnkanal bis zum Sammelrohr hin beibehalten werden.

Dieser Pseudoglomerulus verdrängt nun grösser werdend nach und nach das embryonale Gewebe, in das er eingebettet war. Während das Kanalstück, an dem er hängt, zum Theil dadurch, dass das Sammelrohr weiter nach der Peripherie zu wächst, sich langsam verlängert (Fig. 5—7) gehen im Innern des Pseudoglomerulus weitere Veränderungen vor sich.

Die Gefässspalte und die mit dem Lumen des Sammelrohres in Verbindung stehende Höhlung im Innern des Pseudoglomerulus drängen beide vorwärts. Letztere, sich verschmälernd, höhlt vordringend den hilus- resp. centralwärts vom Gefässeintritte liegenden Theil des Pseudoglomerulus immer mehr aus (Fig. 5—8 h.),

Digitized by Google

so dass nach und nach ein schmaler gewundener Kanal entsteht, der vom Sammelrohre an den Pseudoglomerulus bis zu der unterhalb der Gefässspalte gelegenen Parthie durchsetzt (Fig. 7. und 8 he=Ende des Kanales). Dadurch nun, dass auch die Gefässspalte tiefer eindringt, wird die Krümmung des Kanales eine noch grössere, so dass bei Einstellung im optischen Längsschnitte Gebilde entstehen, die „dem mehrmals aufgerollten Ende eines Sammelrohres" (Kolberg) Fig. 5 u. 6) entfernt ähnlich sehen. Diese Figuren zeigen das Lumen des Kanales in Form einer feinen Linie, die sich in den Kanal fortsetzt, der das Sammelrohr mit dem Pseudoglomerulus verbindet. Unterhalb M Fig. 7. u. 8., d. h. an dem am weitesten vom Sammelrohre entfernten Theile des Kanales, bleibt bei höherer resp. tieferer Einstellung diese Linie immer scharf begrenzt vorhanden, rückt aber dabei etwas dem Centrum des Pseudoglomerulus näher; bei noch höherer resp. tieferer Einstellung verschwindet sie und es wird die den Pseudoglomerulus deckende Zellschicht sichtbar[1]).

Die oberhalb M, d. h. nach der Peripherie der Niere zu den Kanal andeutende Linie schwindet sofort bei veränderter Einstellung. Dies beweist, dass der Kanal hier ein kreisförmiges Lumen hat, unterhalb M muss er dagegen eine gewisse Ausdehnung in vertikaler, zur Fläche des Objectträgers senkrechter Richtung haben, sonst müsste sie bei tieferer resp. höherer Einstellung verschwinden. Die Spalte, wie man diesen Theil des Kanales nennen kann, ist zugleich nach dem Centrum des Pseudoglomerulus zu concav, analog der Gelenkspalte in einem Kugelgelenke, sonst würde die den Spalt andeutende Linie sich nicht bei höherer oder tieferer Einstellung dem Centrum des Pseudoglomerulus etwas nähern.

Dasselbe Verhalten, wie dieser spaltförmige Kanal, bieten im Allgemeinen die Gefässe; auch sie verschwinden nicht sogleich bei veränderter Einstellung, haben also eine gewisse Ausdehnung in senkrecht zur Oberfläche des Objectträgers gedachter Richtung; die Ausdehnung derselben in beiden anderen noch möglichen Richtungen ist auf Fig. 7 und 8 sichtbar. Darnach haben sie die Form einer ziemlich dünnen Platte, die in den Pseudoglomerulus immer tiefer und tiefer eindringt. Während dies im Innern des

[1]) Obwohl sämmtliche Figuren im optischen Längsschnitte gezeichnet sind, ausgenommen Fig. 7, so ist doch die den Pseudoglomerulus von oben deckende Zellschicht stets mit eingezeichnet wegen der an ihr hervortretenden Veränderungen.

Digitized by Google

Pseudoglomerulus vor sich geht, beginnen auch Veränderungen an seiner Oberfläche sich geltend zu machen.

Auf Fig. 5 sieht man noch die den Pseudoglomerulus bedeckende Zellschicht continuirlich übergehen auf das Epithel des Kanales, der den Pseudoglomerulus mit dem Sammelrohre verbindet. Die Zellschicht resp. die auf ihr liegende Tunica propria ist nur auf 2 Stellen unterbrochen, nämlich bei c und dann oberhalb l, dort wo die Gefässe eintreten. Auf Figur 6, ein weiteres Entwicklungsstadium darstellend, zeigt sich nun von dieser Gefässeintrittsstelle eine scharfe Linie (t) hinübergespannt zu dem austretenden Kanale, auf dessen Vorderfläche sie sich verliert; entsprechend setzt sie sich auch auf die hintere Fläche des abgehenden Rohres fort. Sie bildet den Beginn einer Grenze zwischen den Zellen, welche den Pseudoglomerulus überziehen und den Epithelzellen des austretenden Rohres. Ihre Entstehung verdankt sie vielleicht der Differenz im Durchmesser des immer stärker anschwellenden Pseudoglomerulus und des austretenden Rohres; dem entsprechend erscheint ihr Anfang an der Gefässlücke auch schon bei höherer Einstellung als ihr Ende an der Vorderfläche des austretenden Rohres. Bald setzt sich diese Trennungslinie von Pseudoglomerulus- und Kanalepithel weiter fort (Fig. 7 t), präsentirt sich bei höherer Einstellung in einer grösseren Länge, um ganz am Rande des Kanales (Fig. 7) zu enden. Da diese Trennungslinie nun von der auf einer Seite vom austretenden Kanale begrenzten Gefässlücke ausgeht, sich beiderseits vorne und hinten um den Kanal herumzieht, der bei tieferer oder höherer Einstellung sichtbar wird, so folgt, dass sie den Rand einer Oeffnung repräsentirt, die sich von der Gefässlücke aus vorn und hinten um den Kanal herum erstreckt. Diese Oeffnung vergrössert sich nun immer mehr, so dass bald ein Theil des Kanales, der in Figur 7 noch im Pseudoglomerulus gelegen ist (M), in einem späteren Stadium schon ausserhalb desselben resp. oberhalb der Trennungslinie liegt, da er inzwischen durch die weiterdringende Gefässspalte mehr nach der Peripherie der Niere zu getrieben wurde (Fig. 8 Tc). Niemals ist jedoch der Rand der Oeffnung rings herum ein freier, sondern stets geht auf einer Stelle (Fig. 7 u. 8 v.) das Epithel des Pseudoglomerulus direct über in das des abgehenden Kanales, ebenso selbstverständlich die Tunica propria. Es gleicht also ein in Fig. 8 dargestellter Pseudoglomerulus mit dem von ihm abgehenden Kanale einem tief ausgehöhlten Löffel, dessen Stiel im Anfange (bei v beginnend)

Digitized by Google

tief in die Concavität desselben hineingedrückt ist. Dass er die Concavität nicht unmittelbar berührt, daran sind die in derselben flächenhaft ausgebreiteten Gefässe schuld, die bei g zwischen Löffelspitze und Vorderfläche des Stiels eintreten. Beide — Löffel und Stiel — sind aus demselben rundlichen Zellhaufen hervorgegangen, der erst durch die Gefässe und die nach und nach hervortretende Trennungslinie des Epithels vom Pseudoglomerulus und abgehenden Kanal (t) in eine halbkugelige Schaale und einen zweiten zum eingeknickten Stiele sich umwandelnden Theil geschieden wurde, die nur an einer Stelle mit einander in Verbindung stehen (Fig. 7 und 8 v). Löffel und Stiel sind aber beide nicht massiv, sondern hohl. Die Höhlung im Stiele ist rundlich, wie der Stiel resp. das Harnrohr selbst; sie ist spaltförmig platt im Löffel, entsprechend der Form desselben, verschwindet desshalb nicht, wie oben angegeben, bei verschiedener Einstellung.

Wenn nun die Gefässe in dem Cavum des Löffels immer stärker wuchern, immer mehr eine rundliche Form annehmen, so muss der in den Löffel eingeknickte Stiel weichen. Dies geschieht, indem er die früher hergestellte Oeffnung benutzt. Diese, bis dahin durch den Kanal zum grössten Theile geschlossen, würde nun weit klaffen, wenn nicht von beiden Seiten die oberen Ränder der Seitenwände des Löffels (Fig. 7 und 8 t) sich aneinander legten und so die Lücke schlössen. Nur die Stelle des Gefässeintrittes an der Spitze des Löffels (Fig. 8 g) bleibt ungeschlossen, die Gefässe haben also jetzt ihren definitiven Platz diametral gegenüber dem Abgange des durch den Löffelstiel repräsentirten Harnkanales eingenommen. Wenn nun die Seitenränder des Löffels sich nach und nach an einander legen und ihn zur Kugel schliessen, so vergrössert sich auch entsprechend die spaltförmige Höhlung im Löffel; wenn die Kugel fertig ist, dann geht auch die Spalte ringsum, so dass jetzt eine solide Kugel in 2 Hohlkugeln steckt. Die solide Kugel ist der Glomerulus; ihn bedeckt eine aus Epithelzellen bestehende Lamelle (innere Lamelle des Löffels); diese Epithelzellen, anfangs cubisch (Fig. 9 ge), flachen sich nach und nach ab, um zu den späteren viel bestrittenen Glomerulusepithelien zu werden. Die äussere Lamelle wird zum Epithel der Bowmanschen Kapsel, beide Epithelplatten, zuerst dicht an einander liegend, werden bald durch eine breitere Spalte (Fig. 10) getrennt, wie das schon Schweigger-Seidel sehr getreu dargestellt (seine Taf. III, Fig. D). Während sich so nach und nach der Glomerulus sammt

Digitized by Google

seiner Kapsel definitiv bildet und eine beträchtliche Grösse erreicht, zieht auch der von ihr abgehende Kanal sich immer mehr in die Länge, wobei zugleich das Lumen desselben bedeutend sich vergrössert (Fig. 9). Die einzelnen Abschnitte desselben, obwohl histologisch ganz gleich d. h. überall mit Cylinderepithel ausgekleidet und von einer Tunica propria bedeckt, lassen doch schon sehr früh ihre spätere Bestimmung erkennen und zwar dadurch, dass der mittlere Theil dieses Kanales, die Henle'sche Schleife, schon von Anfang an die schleifenförmige Form hat. Der früher als eingeknickter Theil des Stieles bezeichnete Kanalabschnitt (Fig. 7 und 8 H) stellt die Anlage der Henle'schen Schleife dar; der nach dem Sammelrohre zu gelegene Kanaltheil repräsentirt demzufolge das Schaltstück sammt dem Verbindungskanale (Fig. 8 und 9 V). Dieses wächst relativ am raschesten; schon hat es eine beträchtliche Länge erreicht (Fig. 8), bevor das eingeknickte Kanalstück sich von der Anlage des Glomerulus ablöst und mit seinem convexen Theile nach abwärts strebend sich zur Henle'schen Schleife ausbildet. Noch später beginnt der Tubulus contortus, der dann, wenn die Anlage der Henle'schen Schleife sich vom Glomerulus trennt, nur durch ein ganz kurzes Kanalstück repräsentirt wird, sich zu verlängern und zu winden (Fig. 8 und 9 Tc). Bevor jedoch irgend eine Andeutung von verschiedenem Durchmesser des Kanals resp. eine Veränderung des Epithels sich zeigt, muss derselbe eine beträchtliche Länge erreicht haben. Kanäle von 0,6—1,0 Mm. Länge lassen noch keine Differenzen erkennen. Erst später, wenn die Henle'sche Schleife tiefer nach dem Hilus der Niere zudrängt, flacht sich mit der Verschmälerung des Kanales das Epithel ab und nimmt seine ihm eigenthümliche Gestalt an; ebenso langsam verändert sich das Epithel der Tubuli contorti. So ist also in der beschriebenen Weise aus dem Pseudoglomerulus Verbindungskanal, Schaltstück, Henle'sche Schleife, Tubulus contortus und Malpighisches Körperchen geworden. —

Dieser Vorgang wiederholt sich, so lange die Niere nach embryonalem Typus wächst, in gleicher Weise, indem die ampullenförmige Erweiterung der Sammelröhren bei ihrem Weiterwachsen nach der Peripherie immer neuen Zellenballen zur Anlagerung dient, die aus der Differenzirung des fortwährend sich regenerirenden embryonalen Zelllagers hervorgehen. Mit der Anlagerung eines solchen Zellenballens ist stets eine Theilung des Sammelrohres verbunden; indem die Basis der Ampulle etwas einsinkt (Fig. 7), wachsen die mit

Digitized by Google

den mehr oder weniger entwickelten Pseudoglomerulis verbundenen seitlichen Parthien der Ampulle weiter, wiederum unter Verbreiterung zur Ampulle, die neuen Zellballen zur Anlagerung dient. Die aus diesen hervorgehenden Gebilde differiren nun im Laufe der Nieren-Entwicklung etwas hinsichtlich der Grösse, zu der sie sich entwickeln. Die zuerst gebildeten, dem Hilus der Niere zunächst gelegenen Malpighischen Körperchen erreichen, wie schon Schweigger-Seidel hervorhebt, eine ganz excessive Grösse, ebenso die Tubuli. Beim 7 Cm. langen Rindsembryo erreichen erstere die Grösse von 0,2 Mm. Die Tubuli contorti in ihrer Umgebung sind zum Theil 0,07 Mm. dick, die peripherisch gelegenen eben entstandenen Malpighischen Körperchen sind bei demselben Embryo, auch wenn sie als ringsumschlossene Körperchen alle Charactere eines ausgebildeten Malpighischen Körperchens (Fig. 9) besitzen, kaum halb so gross, ebenso die dort gelegenen Tubuli. Diese zuerst gebildeten grossen Malpighischen Körperchen und Tubuli contorti schwinden noch im Laufe der embryonalen Entwicklung, wenigstens beim Rinde; beim 15 Cm. langen Rindsembryo sieht man sie noch, beim 30 Cm. langen sind sämmtliche Malpighischen Körper und Tubuli contorti fast gleich gross; die peripherisch gelegenen eben gebildeten sind natürlich kleiner. Die übrigen haben jetzt die Grösse, wie sie beim neugeborenen Thiere gefunden wird. Es ist also eine Eigenthümlichkeit der frühesten Embryonalperiode, besonders grosse Malpighische Körperchen und Tubuli zu produciren, die später sich wieder verkleinern, die Tubuli ohne Zweifel durch Ausdehnung in die Länge. Wie aber die Verkleinerung einer Bowmann'schen Kapsel zu Stande kommt, muss zunächst dahin gestellt bleiben. Die später gebildeten Malpighischen Körper und Tubuli werden nie grösser als sie beim neugeborenen Thiere sind. Da sie diese Grösse aber schon ziemlich bald erreichen, so folgt, dass sie, je früher sie gebildet sind, um so längere Zeit auf derselben Grössenstufe stehen bleiben. Beim Rinde sind sie bei der Geburt sämmtlich gleich gross, schwanken wenigstens nicht stärker in ihrer Grösse, als beim erwachsenen.

Die hier gegebene Schilderung der Entwicklung der Malpighischen Körperchen und Harnkanälchen vom Sammelrohre an stimmt mit keiner der von früheren Untersuchern gegebenen in allen Punkten überein. Ohne auf die Angaben der ältesten Forscher näher einzugehen, die z. Th. den ihnen schon auffallenden rundlichen Zellenballen mit der Anlage des Pseudoglomerulus ver-

Digitized by Google

wechseln (Rathke) oder ihre von Rathke ganz richtig angegebene frühe Entstehung läugnend, sie viel zu spät sich entwickeln lassen, (Valentin) will ich nur auf die Wiederlegung der betreffenden entgegenstehenden Angaben von Remak an eingehen. Die von ihm angegebene unabhängig von den Epithelialröhrchen zu Stande kommende Ausbildung der Gefässknäuel existirt auf keinen Fall, ebenso wenig eine Einstülpung des blinden Endes vom Harnkanal durch den fertigen Gefässknäuel. Remak hat ohne Zweifel nur Schnittpräparate benutzt, bei denen man allerdings bei der complicirten Gestalt der Pseudoglomeruli, die in allen möglichen Richtungen getroffen werden, nur zu leicht Täuschungen unterliegen kann. Dasselbe gilt für die Angaben von Seng[1]), der in neuester Zeit den Vorgang der Einstülpung durch sehr zierliche Zeichnungen zu demonstriren gesucht hat; selbst beim Neugeborenen überzieht noch die eingestülpte Tunica propria den Glomerulus recht deutlich. Characteristisch ist übrigens, nebenbei bemerkt, für die Auffassung dieses Forschers von der Entwicklung der Malpighischen Körper, dass er zwecks Demonstration derselben Bilder aus früher Embryonalperiode und vom Neugeborenen beizubringen für nöthig hält; als ob das Malpighische Körperchen, das, wie oben erwähnt, beim $3^1/_2$ Cm. langen Schweinsembryo schon vollständig entwickelt sein kann, fast eines ganzen embryonalen Lebens zur Ausbildung bedürfe, während es doch z. B. beim Hunde innerhalb 10—12 Tage sich entwickelt. Gegen Kölliker's Ansicht, dass die Glomeruli in den verdickten kolbigen Enden der Harngefässe entstehen, spricht am schlagendsten der Umstand, dass in einer späteren Periode des Embryonal-Lebens, in der doch noch Glomeruli genug entstehen, gar keine verdickten Harnkanalenden mehr vorkommen, sondern nur noch ampullenförmige Erweiterungen mit gleichzeitiger Vergrösserung des Lumens. Bei jungen Embryonen, deren Sammelröhren, wie oben erwähnt, an der Basis ihrer Ampulle ein mehrschichtiges Epithel besitzen, liegt der Gedanke, dass hier der Glomerulus gebildet werde, nicht so ganz ferne. Abgesehen aber davon, dass eine zweifache Art der Gefässbildung je nach dem Alter der Thiere anzunehmen doch etwas gewagt erscheinen möchte, existiren hier ja schon ebenso deutlich circumscripte Zellenballen resp. Pseudoglomeruli als später.

---

[1]) Sitzungsberichte der math. nat. Classe der K. Ak. d. W. Wien 1871. p. 354.

Digitized by Google

Schweigger-Seidel[1]) beschreibt als Anlagen der Glomeruli rundliche Zellenhaufen, die der Peripherie der Niere ziemlich nahe liegen, und erwähnt an einer anderen Stelle[2]), dass Gefässknäuel und Kapsel aus einer gemeinschaftlichen Anlage entstehen, ohne jedoch irgendwie genauer auf die Entwicklung einzugehen. So viel lässt sich aber schon aus diesen Angaben entnehmen, dass er Remak's Ansicht, der zu Folge die Kapsel vom eingestülpten Harnkanale gebildet wird, nicht beitritt. Wie übrigens die Glomeruli resp. die Anlagen derselben mit dem Harnkanälchen in Verbindung treten, darüber spricht sich der Autor überhaupt nicht aus, ebenso wenig über die Genese der gewundenen und schleifenförmigen Kanälchen, die nach ihm „ursprünglich durch kurze schmalere Zellstränge" repräsentirt werden; ob diese isolirt sich bilden oder vom Sammelrohre etwa ausgehen, wie alle Forscher vor ihm annehmen, lässt er unerörtert. Die von ihm gegebene Schilderung der peripherischen Schicht der Niere von einer neugeborenen Katze ist ziemlich unvollständig, da das Präparat, das ihr zu Grunde liegt, durch die Salzsäure augenscheinlich stark angegriffen ist (seine Taf. III. Figur D).

Es kommen in der peripherischen Schicht der Niere bei der neugeborenen Katze sämmtliche Entwicklungsstadien des Pseudoglomerulus, wie sie in Fig. 3—9 gezeichnet sind, vor. Beim 14 Tage alten Thiere sind sämmtliche Malpighischen Körperchen definitiv fertig, wonach man ungefähr die Zeit berechnen kann, die ein Pseudoglomerulus bei diesem Thiere, ebenso beim Hunde braucht, um seine Metamorphose durchzumachen.

Die Angaben des neuesten Autors über diesen Gegenstand, A. Thayssen's, differiren ebenfalls in manchen Punkten mit der vorliegenden Beschreibung.

Zunächst lässt derselbe neben den Sammelröhren auch noch die Schaltstücke durch hohlsprossenartige Ausstülpungen vom Uretersysteme aus entstehen. So bereitwillig ich dies für die erste Generation der Sammelröhren als richtig anerkenne, so bestimmt muss ich mich gegen das letztere aussprechen. Das Sammelrohr endet blind an der Peripherie der Niere; erst nachdem sich der solide Zellenballen mit ihm in Verbindung gesetzt hat, entsteht durch Zusammenfluss der im Zellenballen sich bildenden Höhle mit

---

[1]) l. c. p. 55.
[2]) l. c. p. 78.

Digitized by Google

dem Lumen des Sammelrohres ein Kanal, der seiner Lage nach als Schaltstück aufzufassen ist. Wie viel Material zu seinem Aufbau das Sammelrohrepithel liefert, wie viel der Zellballen, ist nicht zu sagen; fest steht nur, dass vor Anlagerung des Zellballens ein Schaltstück nicht entstehen kann. Ein Einfluss der epithelialen Elemente des Sammelrohrs auf die Bildung des Schaltstücks, vielleicht auch des übrigen Kanalsystems ist damit durchaus nicht ausgeschlossen. Das sub 3 vom Verfasser angegebene Untersuchungsresultat ist mir leider nicht ganz klar geworden. Es heisst dort: „Nachdem sich in dem die Anlage des Malpighischen Körperchens zugleich mit dem zugehörenden gewundenen Kanälchen und der Henle'schen Schleife enthaltenden soliden Zellenballen die primäre solide Anlage des Malpighischen Körperchens von der des Kanälchens abgelöst hat, geht der Glomerulus mit der Ampulle zusammen aus jener hervor, indem bei ihrem Weiterwachsen durch Spaltbildung die Amuplle vom Glomerulus sich abhebt." Aus dieser Schilderung scheint hervorzugehen, dass Verfasser sich den Theil des primären soliden Zellballens, der nach Trennung vom Kanale nachbleibt, als rundlichen (?), dem späteren Malpighischen Körper ähnlich gestalteten (?), nur durch und durch soliden Körper denkt, der dann durch Spaltbildung zur Ampulle und zum Glomerulus sich differenzirt. Ist diese Auslegung die richtige, so differirt sie stark mit meiner Darstellung, da ich, wie oben erörtert, nach Austritt des Kanales aus dem anfangs soliden Zellenballen nur ein halbkugeliges ausgehöhltes, an einer Stelle mit dem Kanale in Verbindung bleibendes Gebilde finde, das die Gefässe zuerst flächenhaft in seiner Concavität ausgebreitet hat. Die Spalte, die dort nach Ablösung der Kanalanlage secundär entstehen soll, kommt nach meinen Untersuchungen einfach dadurch zu Stande, dass das Lumen des Kanales sich in den verbreiterten löffelförmigen Endtheil desselben fortsetzt, das sich später zur Hohlkugel schliesst.

Nachdem die Entwicklung der einzelnen die Niere aufbauenden Elemente bis zu der Zeit, in der sie ihre definitive Form erlangt haben, verfolgt ist, muss zunächst die Differenzirung des Markes und der Papille berücksichtigt werden.

Von den neueren Autoren hat sich Schweigger-Seidel eingehender darüber ausgesprochen. Er lässt die Pyramiden, wie oben erwähnt, entstehen durch Streckung der Sammelröhren und der zwischen ihnen liegenden Schleifen in das Nierenbecken hinein,

Digitized by Google

da er eine Neubildung von Harnröhrchen innerhalb der Pyramide beim Wachsthum derselben nicht finden konnte. „Wenn nun aber die Rindensubstanz nach aussen und die Marksubstanz sich nach innen zu dehnt, — so schliesst er — muss es eine Stelle des Parenchyms geben, welche, obgleich nur annähernd, einen fixen Punkt zwischen diesen beiden Richtungen darstellt.“ Diese ruhende Schicht findet er dort, wo die zuerst gebildeten Glomeruli liegen, also am inneren dem Nierenbecken anstossenden Rande des Parenchyms, welche Stelle späterhin der Grenze zwischen Rinde und Mark entspricht. Diese Schilderung ist ohne Zweifel richtig, besonders im Hinblick auf die Lage der grossen Gefässe, die, wie Schweigger-Seidel an einer anderen Stelle hervorhebt, beim Embryo, so lange er keine Marksubstanz besitzt, stets unmittelbar dem Hilus zunächst liegen, und später ja zwischen Rinde und Mark. Es möchte aber nicht ganz überflüssig sein, auf die complicirten Vorgänge bei dem „Abheben“ des Markes von der Rindensubstanz hinzuweisen. Die Niere eines 7 Cm. langen Rindsembryo enthält erst 4 Generationen von Sammelröhren (Figur 2); der ganze Raum zwischen ihnen ist von Kanälen, Glomerulis etc. ausgefüllt; die spätere Pyramide zeigt aber noch weit mehr Generationen von Sammelröhren, folglich müssen auch die feinsten Endverzweigungen der Sammelröhren, die ganz an der Peripherie der embryonalen Niere liegen, noch innerhalb der ausgebildeten Pyramide ihren Platz finden.

Sie müssen sich durch die Masse der Rindensubstanz nach und nach hindurchschieben, um so zur Pyramide sich umzugestalten. Ein solches Hindurchschieben hat aber seine Schwierigkeiten, da ja das Büschel von Sammelröhren nach der Peripherie zu durch die continuirlichen Theilungen der Röhre sich immer mehr verbreiternd einen mit der Spitze nach dem Hilus, mit der Basis nach der Peripherie zu gerichteten Kegel darstellt (Fig. 2 S). Zur Erleichterung dieses Durchschiebens trägt die Verkleinerung der zuerst gebildeten Malpighischen Körperchen und Tubuli ohne Zweifel bei; ob ein causaler Zusammenhang zwischen beiden Processen existirt, muss dahin gestellt bleiben.

Deutlich abgesetzt erscheint das Mark von der Rinde in der Niere eines 13 Cm. langen Rindsembryo. Hand in Hand damit geht die Bildung einzelner Renculi resp. der Einschnitte an der Oberfläche der Niere und die Erweiterung des Ureterzweiges zum Nierenkelche, wobei sich das bis dahin einschichtige Epithel zu

Digitized by Google

einem 2schichtigen umwandelt. Die relativ späte Markbildung ist desshalb einigermassen auffallend, weil sich ja, wie oben erwähnt, gleich an den ersten aus dem Ureterzweige hervorgehenden Kanale ein Pseudoglomerulus anhängt, aus dem alsbald die Henle'sche Schleife hervorgeht. Da der erste Pseudoglomerulus nun dem Hilus der Niere ganz nahe liegt, die Henle'sche Schleife also nur einen sehr kurzen Weg zu machen nöthig hätte, so müsste auch bei geringer Länge derselben das Mark alsbald fertig sein. Weil nun die relative späte Ausbildung der Henle'schen Schleife gegenüber der des Schaltstückes nicht allein Grund dieser Verzögerung sein kann, so muss für eine frühe Embryonalperiode eine ganz besonders langsame Ausbildung der Henle'schen Schleife angenommen werden; sie muss so viel Zeit in Anspruch nehmen, als ein 3—4 Cm. langer Embryo braucht, um 12 Cm. lang zu werden.

Wenn nun nach und nach die Papille sich immer deutlicher abhebt und tiefer ins Nierenbecken hineinragt, so mehren sich auch die an der Spitze der Papille befindlichen Foramina papillaria. Man kann auf Querschnitten durch die Niere resp. Längsschnitten durch die Marksubstanz diese Zunahme leicht constatiren und damit die Zahl der Sammelröhren, die bei jüngeren des Markes entbehrenden Embryonen in je einen Ureterzweig resp. Nierenkelch einmünden, vergleichen.

Beim 7 Cm. langen Rindsembryo münden in einer Ebene gelegen 2 primäre Sammelrohre ein (Fig. 2 S); beim 13 Cm. langen münden je 3—4, bei 30 Cm. langen 5—6 auf der stumpf kegelförmigen Papille ein; sie mehren sich bis zur Geburt hin immer mehr. Dies ist in sofern sehr auffallend, als ja, wie oben erörtert, eine nachträgliche Entstehung von Sammelröhren vom Ureter aus nicht stattfindet und die Zahl der primär aus je einem Ureterzweige hervorgehenden doch immerhin ebenso wie die Zahl der Ureterzweige selbst eine beschränkte ist. Da nun sämmtliche folgende Generationen von Sammelröhren aus den primär gebildeten ihren Ursprung nehmen, so dürften sie auch nur mittelst weniger Aeste mit den Nierenkelchen communiciren. Dies ist nun aber nicht der Fall.

Es kann diese Zunahme der Foramina papillaria nur dadurch erklärt werden, dass die zuerst gebildeten Sammelröhren mit in den Nierenkelch hineingezogen werden, vielleicht bis zu ihrer 2.—3. Theilung hin (Figur 2 r^1 r^2 r^3), wodurch eine genügende Menge Einzelöffnungen geschaffen wird, die dann als Foramina papillaria

Digitized by Google

in das Nierenbecken sich öffnen. Das Nierenbecken wird sich also vergrössern auf Kosten der zuerst gebildeten Sammelröhren. Dies setzt zum mindesten eine Dislocation, wenn nicht selbst eine Resorption der dieselben zusammensetzenden Elemente sammt dem zwischen den Kanälen gelegenen Gewebe voraus. Dies Gewebe ist nun immer embryonales Zellgewebe, das in einer früheren Embryonalperiode den Raum zwischen den zuerst gebildeten Sammelröhren ausfüllt und sich peripherisch an die gewundenen Kanälchen anschliesst. Durch das Vorwachsen der Sammelröhren zwecks Bildung des Markes werden letztere aus der Resorptionssphäre herausgedrängt.

Bei der rasch auf einanderfolgenden Theilung der zuerst gebildeten Sammelröhren braucht übrigens nur ein kurzes centrales Stück derselben eingeschmolzen zu werden, um zahlreiche Oeffnungen auf der Spitze der Papille zu schaffen; die in das Mark nachrückenden Henle'schen Schleifen und Gefässe kommen nicht in Gefahr. Mit dem Vorwachsen des Markes geht also ein Schwinden an seiner Spitze Hand in Hand. Der Beweis für die Existenz dieses sonst ganz unmerklichen Processes ist gerade beim Rinde leicht zu führen. Die Papille hat beim 30 Cm. langen Embryo eine stumpf-kegelförmige Gestalt; im ferneren Verlaufe der Entwicklung bildet sich auf der Spitze des Kegels eine nabelartige Einziehung, aus der einzelne, dünnen gestielten Polypen ähnliche solide Körper hervorragen; in den auf diese Weise hergestellten Trichter münden die ductus papillares ein. Mit der Zeit vertieft sich der Trichter immer mehr und in den meisten Fällen gehen auch die aus demselben hervorragenden Gebilde zu Grunde, ein sicherer Beweis, dass hier Substanz wirklich verloren gehen kann und die Einziehung nicht etwa allein durch rascheres Hervorwachsen der ringsum die Einziehung gelegenen Parthien der Marksubstanz zu Stande kommt. Ein weiterer Beweis für Dislocation resp. Schwund der Gewebe bei der Nierenentwicklung wird von Thieren geliefert, die eine gemeinsame Nieren-Papille resp. Kelch haben. Bei Katzen, Hunden etc. fährt der Ureter in derselben Weise wie beim Rinde in einzelne dünne Zweige auseinander; alles zwischen den einzelnen Kanälen liegende Gewebe muss im Laufe der Entwicklung weichen, um einen einfachen Nierenkelch herzustellen.

Was nun endlich die Gefässbildung in der Niere anlangt, so ist sie verschieden je nach der Entwicklungsart der mit Blut zu versorgenden Nierenbestandtheile.

Digitized by Google

Von den grossen Gefässstämmen gehen Aeste nach der Peripherie der Niere, Zweige zu den bereits gebildeten Glomerulis abgebend, um sich unter der Kapsel der Niere in der embryonalen Zellschicht mit mächtigen Ausläufern zu verbreiten. Nachdem sie Zweige in die Pseudoglomeruli gesandt haben, streben diese letzteren bei ihrer weiteren Entwicklung nach dem Hilus der Niere zu, während die embryonale Zellschicht in entgegengesetzter Richtung weiter wächst. Dadurch kommt der später meist zu beobachtende mehr centralwärts gerichtete Verlauf der Vasa afferentia zu Stande.

Die Gefässe des Markes folgen, wie das Schweigger-Seidel schon ausführlich auseinandergesetzt hat, einfach dem Zuge der centralwärts wachsenden Marksubstanz.

B. Postembryonale Entwicklung.

Die postembryonale Entwicklung der Niere hat weit weniger die Aufmerksamkeit der Untersucher auf sich gelenkt, als die embryonale; es existiren nur verhältnissmässig wenige Angaben darüber.

Bowman[1]) fand die Durchmesser der Bellinischen Röhren bei der erwachsenen Katze 38 Mm., bei der neugeborenen 25 Mm., die der Malpighischen Körper waren bei jener 125 Mm., bei dieser 95.

Nach Harting[2]) vermehrt sich der Durchmesser der Bellinischen Röhren um das Dreifache beim Menschen im Laufe des postembryonalen Wachsthums, während das Epithel derselben nur wenig an Höhe zunehmen sollte (7,9 : 9,7).

Schweigger-Seidel stimmt mit Harting im Allgemeinen hinsichtlich des Epithels überein, nur sollen die eben erst gebildeten Kanäle an der Peripherie der Niere viel kleinere Zellen besitzen als später.

In neuester Zeit hat Perl in Virchow's Archiv LVI. p. 305 in einer Arbeit über compensatorische Nierenhypertrophie auch das normale Wachsthum der Niere von der Geburt an berücksichtigt. Er fand, dass ausser den Malpighischen Körperchen alle für die

[1]) Philosoph. transact. 1842, p. 57.

[2]) Recherches micrométr. 1845. p. 81.

Digitized by Google

Function wichtigen Bestandtheile der Niere sich fast an Grösse gleichbleiben, woraus er schliesst, dass das physiologische Wachsthum der Niere nach dem Typus der Hyperplasie resp. numerischen Hypertrophie (Virchow) vor sich gehe.

Was nun zunächst die vergleichende Messung der Sammelröhren anlangt, so müssen zuerst 2 beim Neugeborenen und Erwachsenen mit einander correspondirende Punkte im Verlaufe derselben bestimmt werden, um aus einer vergleichenden Messung überhaupt gültige Schlüsse ziehen zu können. Da nach Beendigung des embryonalen Wachsthums peripherisch die Apposition einer Substanz an die zu diesem Zwecke verbreiterten Sammelröhren aufhört, ebenso central die supponirte Resorption beendet ist, so können centrales und peripherisches Ende des Rohres zur vergleichenden Messung benutzt werden; sie sind sogar die einzig brauchbaren Punkte im ganzen Verlaufe des Rohres, weil sich im Laufe der Entwicklung die einzelnen Abtheilungen desselben verschieden lang ausziehen.

So leicht es nun ist, den Durchmesser eines Foramen papillare besonders beim Menschen zu messen, so schwer ist es beim erwachsenen Thiere, das peripherische nach dem Schaltstücke zu gelegene Ende mit Sicherheit zu finden. Es wurde deshalb die Vorsicht angewandt, nur solche Kanäle zu messen, die eben aus einer spitzwinkligen Theilung hervorgegangen (die Spitze des Winkels nach dem Hilus der Niere zu gerichtet) sich sicher als peripherische Enden von Sammelröhren documentirten. Die vergleichende Messung ergab nun keine irgendwie nennenswerthe Grössendifferenz an den betreffenden Stellen, so dass ich also Perl's Angaben in dieser Hinsicht bestätigen kann. Diese Uebereinstimmung ist übrigens wohl nur Zufall, da seine Messungen, welche „den unmittelbar über den Papillen gelegenen Theil der Anfangsstämmchen und deren erste Theilungen nicht berücksichtigen", gerade wegen der dort ungemein häufigen Theilungen resp. Aenderungen des Dickendurchmessers wohl nicht frei von Fehlerquellen sind. Wenn nun auch der Durchmesser der Sammelröhren an den beiden allein messbaren Stellen derselbe ist, folglich der Kanal sich nur zu dehnen braucht, um seine definitive, dem erwachsenen Individuum zukommende Form zu bekommen, so ist doch der Schluss, dass die Zahl der Harnkanälchen zunehmen müsse, um die Vergrösserung der Niere zu erklären (Perl), noch lange nicht gerechtfertigt. Alle einzelnen Abtheilungen des Kanales, dünne sowohl als dicke, verlängern sich, wenn auch in verschiedenem Maasse; dadurch

Digitized by Google

kommt an derselben Stelle z. B. 1 Cm. von der Papillenspitze entfernt, wo das Sammelrohr des Neugeborenen schon einen ganz geringen Durchmesser hat, beim Erwachsenen noch ein dickes Rohr zu liegen, zur Vergrösserung des Markes an dieser Stelle beitragend. Weiter nach der Peripherie zu wird man erst denjenigen Punkt des Sammelrohres treffen, der wirklich dem 1 Cm. weit von der Papillenspitze entfernt gelegenen Theile des Sammelrohres vom Neugeborenen entspricht. Mit Sicherheit, durch Vergleich der Länge eines Sammelrohres vom neugeborenen mit dem eines erwachsenen lässt sich der fragliche Punkt allerdings nicht finden, da die einzelnen Abtheilungen des Kanales sich ja in verschiedenem Maasse verlängern. Dass besonders die mittlere Abtheilung in die Länge gedehnt wird, hat schon Schweigger-Seidel hervorgehoben, da Theilungen von Sammelröhren beim Neugeborenen überall in der ganzen Länge des Kanales vorkommen, während beim Erwachsenen der mittlere Theil des Rohres frei von Theilungen ist.

Ebenso wenig als der Durchmesser der Kanäle am Hilus und an der Peripherie der Niere zunimmt, ebenso wenig nimmt das Epithel an Höhe zu; dies gilt auch von den eben erst gebildeten Kanälen an der Peripherie der Niere, von denen Schweigger-Seidel angab, dass sie anfangs viel kleinere Zellen besitzen als später. Das in Betreff des Wachsthums der Sammelröhren hier Gesagte passt auf alle gewöhnlichen Untersuchungsthiere und auch auf den Menschen in gleicher Weise.

Bei der Betrachtung des postembryonalen Wachsthums vom übrigen Harnkanalsystem resp. Malpighischen Körperchen kann, z. Th. in Folge der oben erwähnten Ungleichheit in der Ausbildung der Niere bei der Geburt für alle genannten Thiere Geltendes nicht aufgestellt werden.

Hervorgehoben ist schon, dass beim Rinde zur Zeit der Geburt alle Grössendifferenzen, welche zwischen den anfangs und später gebildeten Malpighischen Körperchen und Kanälen bestehen, ausgeglichen sind. Die Malpighischen Körper haben im Mittel 0,12 Mm. Durchmesser, die Tub. contorti 0,04 Mm., die Henle'schen Schleifen haben sich zu langen, in den schmalsten Parthien ungemein feinen (0,01 Mm.) Kanälen ausgezogen. Nach der Geburt beginnen nun diese sämmtlichen Gebilde an Durchmesser zuzunehmen, wenn auch in verschieden starkem Grade. Am meisten vergrössern sich die Malpighischen Körperchen, oft bis zu 0,33—0,36 Mm. anschwellend; die Tub. contorti werden bis zu 0,06 Mm. dick; es vergrössern

Digitized by Google

sich auch die Kanälchen der Henle'schen Schleife, wovon man sich sowohl an Isolationspräparaten als an Querschnitten überzeugen kann.

Ganz anders liegt die Sache bei den blindgeborenen Thieren. Nicht allein, dass an der Peripherie alle möglichen Entwicklungsstufen von Pseudoglomeruli vertreten sind, auch den central gelegenen Malpighischen Körperchen und Harnkanälchen ist noch der Stempel des Embryonalen durch die bedeutende Grösse, welche sie besitzen, aufgedrückt. Die Malpighischen Körper sind bei neugeborenen Hunden zum Theil 0,16 Mm. dick, die Tub. contorti zum Theil 0,06 Mm. Ihre Vergleichung mit den analogen Gebilden bei Erwachsenen würde für erstere nur eine geringe, für letztere kaum eine Vergrösserung ergeben. Wenn nun die fernere Entwicklung bei diesen Thieren ganz parallel liefe der des Rindes, so müssten sich die central gelegenen Malpighischen Körperchen und Tubuli nach und nach verkleinern, während die peripherisch gelegenen wachsen, bis eine vollständige Uebereinstimmung in der Grösse der centralen und peripherischen erreicht sei; alsdann würden die Nieren auf derselben Entwicklungsstufe stehen, wie die vom neugeborenen Kalbe. Die blind geborenen weichen aber von diesem Typus der Entwicklung in sofern ab, als zwar die central gelegenen Tubuli sich etwas verkleinern, die Malpighischen Körper aber so lange in derselben Grösse beharren, bis die peripherischen nachgekommen sind. Die allgemeine Uebereinstimmung tritt ungefähr um die 10—12. Woche post partum ein, dann entspricht die Niere eines Hundes der eines neugeborenen Rindes, um von da an sich in gleicher Weise in allen seinen Theilen zu vergrössern; dies tritt allerdings eben wegen der ausbleibenden vorgängigen Verkleinerung lange nicht so deutlich hervor, als beim Rinde. Die Angabe verschiedener Forscher, Bowman, Kölliker, Gerlach, dass die Glomeruli central grösser seien, als peripherisch, gilt also nur für junge blind geborene Thiere bis zu einer gewissen Zeit ihrer Entwicklung. Schweigger-Seidel lässt allerdings diese Differenz so lange bestehen, als die Niere überhaupt wächst und erklärt dadurch die obige Angabe. Die mir vorliegenden Präparate, besonders von einem 20 Wochen alten Hunde, beweisen ganz zweifellos, dass Schweigger-Seidel sich hierin geirrt hat.

Was schliesslich den Menschen anlangt, so wurde oben erwähnt, dass die Niere des Neugeborenen hinsichtlich ihrer Entwicklung ungefähr in der Mitte stände zwischen der eines neugeborenen Rindes und eines blind geborenen Thieres. Dies „in der

Digitized by Google

Mitte stehen" bezieht sich nun nicht allein auf die Zeit der Geburt d. h. auf den Grad der Nierenentwicklung im Momente der Geburt, sondern die Niere des Menschen steht auch in sofern in der Mitte, als sie gleichsam einen Uebergang zum Entwicklungstypus des blind neugeborenen Thieres zu dem des Rindes darstellt. Mit der Niere des Hundes hat sie das gemein, dass ihre peripherische Schicht noch nicht ganz entwickelt ist, dass sich spärliche, allerdings ziemlich weit fortgeschrittene Pseudoglomeruli (Fig 6) finden, ferner dass die central gelegenen Tubuli etwas grösser sind, als die peripherisch gelegenen, d. h. natürlich vollständig ausgebildeten. Mit der Niere des Kalbes hat sie dagegen gemein, dass die ausgebildeten Glomeruli central und peripherisch gleich gross sind, d. h. hier wie dort liegen kleine und grosse durch einander; die zwischen denselben vorkommenden Grössenunterschiede sind allerdings beträchtlicher, als beim Kalbe. Sie sind jedoch nicht auf die frühere und spätere Entwicklung zurückzuführen, wie das Schweigger-Seidel zu thun geneigt ist, sondern es sind eben zufällige Differenzen in der Ausbildung. Die weitere Entwicklung der menschlichen Niere war leider wegen Mangel an frischen normalen Nieren von Erwachsenen nicht zu verfolgen; so viel sich aus den mir zu Gebote stehenden Präparaten ersehen liess, stimmt sie mit der sich ja schliesslich überall gleich bleibenden Entwicklung der Thierniere überein.

Das postembryonale Wachsthum der Niere beruht also zu einem Theile auf Vergrösserung der Durchmesser der vorhandenen Elemente. Als zweites kommt bei den Harnkanälchen die Verlängerung hinzu; ihr verdankt eine Abtheilung des Markes, die in der Niere des blind geborenen Thieres wenigstens noch gar nicht existirt, seine alleinige Entstehung, es ist das die sogenannte Grenzschicht des Markes. Hier verlaufen ja beim Erwachsenen die Sammelröhren, ohne sich zu theilen, beim Neugeborenen theilen sie sich überall in ihrer ganzen Länge, folglich entsteht die Grenzschicht erst post partum.

Fasse ich nun das in vorliegender Arbeit Beigebrachte kurz zusammen, so ergiebt sich Folgendes:

1) Der Uebergang vom embryonalen zum postembryonalen Entwicklungsmodus der Niere fällt nicht mit dem Termine der Geburt des Thieres zusammen.

2) Die erste Generation von Sammelröhren verdankt ihre Entstehung einem Ausstülpungsprocesse vom Uretersystem aus. Ihre wiederholte Theilung zwecks Production neuer Generationen von

Digitized by Google

Sammelröhren wird stets eingeleitet durch Anlagerung eines rundlichen Zellballens an ihr peripherisches Ende, welcher die Anlage des ganzen übrigen Harnkanalsystems, der Bowman'schen Kapsel, aller Wahrscheinlichkeit nach auch die des Glomerulus in sich birgt.

3) Der rundliche Zellballen geht aus der Aneinanderlagerung embryonaler, an der Peripherie der Niere sich stets reproducirender Zellen hervor. Die Production der Zellballen und ihre Apposition an das peripherische ampullenförmig verbreiterte Ende des Sammelrohres dauert so lange, als das Thier überhaupt nach embryonalem Typus wächst.

4) Die in frühester Zeit des Embryonallebens aus dem Zellballen hervorgehenden Malpighischen Körperchen und Tubuli erreichen eine excessive Grösse; sie verkleinern sich beim Rinde noch im Laufe des embryonalen Lebens wieder; die später gebildeten Malpighischen Körperchen und Tubuli erreichen im Laufe des embryonalen Lebens nur eine solche Grösse, wie sie beim neugeborenen Thiere gefunden wird; bei der Geburt des Rindes sind alle gleich gross.

5) Mit der Streckung der Sammelröhren in das Nierenbecken hinein zwecks Bildung der Marksubstanz resp. der Papillen ist eine Umformung der zuerst gebildeten Sammelröhren zu Theilen des Nierenbeckens verbunden.

6) Die Grenzschicht des Markes entsteht bei blind, d. h. früh geborenen Thieren erst post partum.

7) Das postembryonale Wachsthum beruht sowohl auf Vergrösserung des Durchmessers (Sammelröhren an bestimmten Stellen ausgenommen) als auf Verlängerung der vorgebildeten Elemente.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—3a: Schnittpräparate.

Fig. 3b—10: Isolationspräparate.

Fig. 1: Längsschnitt durch die Niere eines 2,3 Cm. langen Rindsembryo: schematisch.

U: Ureter in die Niere eintretend.

aa: die nach oben und unten abgehenden beiden Aeste, in welche Kanäle einmünden, die bis an die Peripherie der Niere gehen. Sie theilen sich in Kanäle, die bis an die Peripherie der Niere hin verlaufen.

Digitized by Google

ku: direct vom Ureter zur Peripherie gehender Kanal.

B: dichtere Anhäufung von embryonalen Zellen.

Fig. 2: Querschnitt der Niere eines 7 Cm. langen Rindsembryo etwas unterhalb des Uretereintrittes, daher der Ureter (U) querdurchschnitten: schematisch. Schraffirt sind die Theile der Niere, welche von embryonalen Zellen, nicht schraffirt diejenigen, welche der Hauptsache nach von Malpighischen Körperchen und Kanälen eingenommen sind.

S: Sammelrohr mit seinen Verzweigungen.

a^1: der nach unten primär vom Ureter abgehende Ast, querdurchschnitten.

r^1 r^2 r^3: Resorptionszone aus verschiedenem Alter, allmälig nach der Peripherie der Niere zu fortschreitend.

Fig. 3a: die peripherische Schicht desselben Präparates.

S^1: Sammelrohr, sich mit seiner Ampulle in Verbindung setzend mit einem embryonalen Zellballen (B).

S^2: Sammelrohr in Verbindung mit einem Pseudoglomerulus (Ps).

S^3: Sammelrohr, von ihm abgehend ein Verbindungskanal.

s: Septum aus embryonalen Zellen, die den Kanälen zunächst rundlich sind, im Uebrigen länglich, mit dem grössten Durchmesser radiär gestellt.

Für die Abbildungen der Isolationspräparate haben folgende Buchstaben die gleiche Bedeutung:

S: Sammelrohr.

A: Ampulle desselben.

V: Verbindungskanal sammt Schaltstück.

H: Henle'sche Schleife.

Tc: Tubulus contortus.

M: Malpighisches Körperchen (der Buchstabe steht am Uebergange vom Tubulus contortus zum Körperchen).

t: Trennungslinie vom Pseudoglomerulusepithel und dem des abgehenden Kanales.

v: Stelle, wo der Pseudoglomerulus mit dem abgehenden Kanale in Verbindung bleibt.

h: Höhle im Pseudoglomerulus, in Verbindung tretend mit dem Lumen des Sammelrohres.

he: Ende der Höhle in dem centralwärts vom Gefässeintritte gelegenen Theile des Pseudoglomerulus (l).

be: Epithel der Bowman'schen Kapsel.

g: Gefässe.

Gl: Glomerulus.

ge: Glomerulusepithel.

Fig. 3b: Isolirter Zellballen im Zusammenhange mit Zellen von der Peripherie der Niere.

Fig. 4: Ampulle in Verbindung mit dem Pseudoglomerulus, der bei p noch mit peripherisch, bei c mit hiluswärts gelegenen embryonalen Zellen in Verbindung steht. Erstes Auftreten einer Höhlung im Innern des Pseudoglomerulus.

Digitized by Google

Fig. 5: Höhle des Pseudoglomerulus in Verbindung mit dem Lumen des Sammelrohres. Deutliche Gefässe.

Fig. 6: Beginnende Vergrösserung der Lücke, in welche die Gefässe eintreten. Die Trennungslinie verliert sich auf der Vorderfläche des austretenden Kanales.

Fig. 7: Die Kanäle im optischen Längsschnitte gezeichnet, ebenso der linke Pseudoglomerulus, während der rechte bei höherer Einstellung seine aus Zellen gebildete obere Wand zeigt. Die Trennungslinie hat sich weiter entwickelt.

Fig. 8: Die Trennungslinie t geht noch weiter, Gefässe zahlreicher.

Fig. 9: Entwickelter Glomerulus von hohem cubischen Epithel bedeckt. Die in natura zusammengeknäuelten Kanäle auseinandergerollt.

Fig. 10: Malpighisches Körperchen mit Spalte zwischen dem Epithel der Bowman'schen Kapsel und dem schon flacher gewordenen des Glomerulus.

Digitized by Google

Das postembryonale Wachsthum der Weichtheile.

Von

Dr. B. Riedel.

Während die neueste Zeit zahlreiche Arbeiten über die Entwicklung der knöchernen Bestandtheile des Körpers gebracht hat, ist die Entwicklung der Weichtheile, wenigstens so weit dieselbe nach der Geburt vor sich geht, nur selten Gegenstand der Beobachtung gewesen. Es hat dies seinen Grund ohne Zweifel darin, dass die complicirten Processe des Knochenwachsthums eine weit grössere Anziehungskraft auf die Forscher ausüben, als die, soweit sie zum Gegenstande der mikroskopischen Forschung werden, relativ einfachen Wachsthumsverhältnisse der Weichtheile. Ihre Massenzunahme erfolgt entweder durch Vergrösserung der einzelnen im embryonalen Leben vorgebildeten Elementartheile oder durch Vermehrung derselben. Der erst genannte Process auf Intersusception und Assimilation von Nahrungsstoffen beruhend, verläuft so unmerklich, dass dem Mikroskopiker meist nur die etwas eintönige Arbeit bleibt, die Zunahme der Vergrösserung zu registriren. Die Vermehrung derselben durch Theilung ist aber eine so sicher festgestellte Thatsache, dass erneute Untersuchungen darüber keine grosse Ausbeute versprechen.

Wenn nun aber auch die beiden Wege, welche von den Elementartheilen zwecks Aufbaues des Körpers von der Geburt an eingeschlagen werden, bekannt sind, so ist doch die Frage, welcher

Digitized by Google

von den beiden resp. ob sie alle beide im einzelnen Falle benutzt werden, um den Weichtheilen ihre definitive Form und Grösse zu geben, noch nicht abgeschlossen, harrt vielmehr, wie die vielen auf diesem Gebiete existirenden Controversen beweisen, erneuter Untersuchung. Ist es nun schon nicht uninteressant, die Gesetze aufzusuchen, nach denen die einzelnen Organe des Körpers ihre Volumsvergrösserung bewerkstelligen, so wird die Aufgabe dadurch eine noch dankenswerthere, dass es zuweilen gelingt, nach Feststellung der Art des Wachsens auch den Grund desselben zu finden, d. h. eine Erklärung dafür beizubringen, warum in einem Falle allein Vergrösserung der Elementartheilchen, im anderen allein Vermehrung derselben, im dritten endlich beide zusammen die Massenzunahme der Weichtheile bewirken.

Verhältnissmässig am meisten ist das postembryonale Wachsthum der quergestreiften Muskeln berücksichtigt; besonders das vorletzte Decennium brachte zahlreiche Arbeiten darüber, deren Endresultate jedoch ungemein weit von einander abweichen. Noch heute stehen sich die Ansichten schroff gegenüber, daher eine erneute Untersuchung dieses Gegenstandes am dringendsten nöthig erschien.

A. Muskeln.

Die Kenntniss von der beträchtlichen Vergrösserung der Muskelfasern von der Geburt an stammt schon aus sehr alter Zeit; Leeuwenhoek und Prochaska erwähnen sie bereits. Ob diese Vergrösserung der einzelnen Fasern aber allein die Massenzunahme des Muskels bewirke, oder ob neben der Vergrösserung auch eine Vermehrung derselben dazu beitrage, dies zu entscheiden, wurde erst in diesem Jahrhundert versucht.

Bowman[1]) vor allen richtete seine Aufmerksamkeit darauf und entschied sich vermuthungsweise dahin, dass das Wachsthum des Muskels sogar von einer gewissen Zeit der Foetalperiode an allein auf Vergrösserung der dann existirenden Fasern beruhe. Eine wirkliche Lösung der Frage wurde aber erst von Harting[2]) versucht und zwar durch Vergleichung der Querschnitte sowohl der einzelnen Muskel-Fasern beim 4monatlichen Foetus, beim neu-

[1]) Physiol Anat. and Physiol. of man by Todd and Bowman. I p. 159.
[2]) Recherches micrométriques 1845, p. 59.

Digitized by Google

geborenen und erwachenen Menschen, als auch der ganzen Muskeln. Er kam zu dem Resultate, dass von der Geburt an eine beträchtliche Verminderung der Faserzahl stattfinden müsse, vielleicht veranlasst durch die continuirliche Reibung der Fasern an einander. Dass trotz dieser Verminderung der Faserzahl doch eine Vergrösserung des ganzen Muskels erfolge, sei durch die beträchtliche Vergrösserung der einzelnen Fasern bedingt. Ante partum dagegen finde neben Vergrösserung eine beträchtliche Vermehrung der Fasern statt.

Der nächste Untersucher, O. Deiters[1]), bewies in seiner unter Budge's Leitung verfassten Dissertation auf demselben Wege, dass die Bowman'sche Ansicht, soweit sie sich auf das Wachsthum post partum bezieht, die richtige sei. Zwei Jahre später constatirte Budge[2 I. II. III.]) durch seine bekannten Zählungen isolirter Froschmuskelfasern eine beträchtliche Zunahme derselben beim erwachsenen Thiere, ohne jedoch die Art und Weise der Neubildung mit Sicherheit angeben zu können. Für Vermehrung sprechen sich dann später Margow und Weissmann aus; ersterer[3 I. u. II.]) liess die neugebildeten Fasern durch im wachsenden Muskel (bei welchem Thiere und wann ist nicht gesagt) auftretende Sarcoplasten entstehen; letzterer[4]) stützte sich auf die Beobachtung von Spaltungsprocessen in Muskelfasern von erwachsenen Fröschen, durch die eine Neubildung von Fasern eingeleitet werde. Im Gegensatze zu den drei zuletzt genannten Forschern trat Aeby[5]) wieder für die alte Bowman'sche Ansicht ein, da die Zählung isolirter Sartoriusfasern bei zahlreichen grossen und kleinen Fröschen kein für Vermehrung sprechendes Resultat gegeben hatte. Der neueste Autor endlich, Petrowsky[6]), nimmt wieder eine Vermehrung an, da er zwischen völlig ausgebildeten Muskelfasern beim jungen Frosche einzelne fand, die ganz so aussahen als die von ihm eingehend beschriebenen einer früheren Embryonalperiode angehörenden.

---

[1]) De incremento musculorum. Bonn 1856.

[2 I.]) Archiv für physiol. Heilk. 1858 p. 71.

[2 II.]) Moleschott. Unters. VI. B., p. 40 1859.

[2 III.]) Henle u. v. Pfeuff. Zeitschr. III. B., XI. B. 1861 p. 305.

[3 I.]) Moleschott. Unters., Band VI. 1859., p. 327.

[3 II.]) Sitzber. der math. naturw. Class. der Kaiserl. Acad. der Wiss. B. XXXVI.

[4]) Henle u. v. Pfeuff. Zeitschrift. III. B., 10 B. p. 263.

[5]) Henle u. v. Pfeuff. III. B., XIV. B. 1862, p. 182.

[6]) Centralblatt für die med. Wiss. 1873, Nr. 49.

Digitized by Google

Diese kurze Uebersicht zeigt zunächst, dass im Gegensatze zu Harting und Deiters von Budge an sämmtliche Forscher (Margo vielleicht ausgenommen) ihre Beobachtungen an Froschmuskeln angestellt haben, ein Umstand, der nicht wenig zu den grossen Differenzen in den Angaben über das Wachsthum der Musculatur beigetragen hat.

Harting schied nachdrücklich das Wachsthum ante und post partum, Deiters beschäftigte sich nur mit Säugethieren post partum, Budge dagegen fängt seine Zählungen mit 13 resp. 15 Mm. langen, Aeby mit 20 Mm. langen Fröschen an d. h. solchen, die fast lauter embryonale, mit langen Kernreihen versehene Muskelfasern haben, wie sie beim Säugethiere resp. Menschen nach der Geburt nie mehr vorkommen [1]).

Durch das Hereinziehen so kleiner Frösche wird aber die Fragestellung eine ganz andere, als sie von Deiters und Harting, auf die man sich ja doch bezieht, beabsichtigt wurde; es handelt sich dann darum zu entscheiden, ob von einer gewissen Zeit des foetalen Lebens an noch neue Muskelfasern gebildet werden, nicht, ob dies noch post partum stattfindet.

Froschmuskeln nun verlieren ihren embryonalen Charakter vollständig erst einige Zeit, nachdem der aus der Larvenperiode herübergenommene Schwanz abgefallen ist; unmittelbar nach diesem Vorgange sind noch immer einzelne Fasern durch längere Kernreihen als embryonale charakterisirt, so dass man den Muskel im Ganzen noch nicht als fertig gebildet bezeichnen kann.

Soll also der Frosch zur Lösung einer Frage, die sich auf postembryonale Wachsthumsvorgänge bezieht, herangezogen werden, so darf man die Untersuchung erst an solchen Thieren beginnen, deren Musculatur derjenigen neugeborener Säugethiere analog ist.

Vorausgesetzt nun auch, dass diese Bedingung erfüllt wird, so ist, falls durch vergleichende Zählung der Fasern die Frage entschieden werden soll, der Frosch insofern doch ungeeignet dazu, als nach den Untersuchungen v. Wittich's [2]) die Musculatur desselben im Winter durch Verfettung zu Grunde geht.

Ob sich dann alle Fasern gerade in gleicher Zahl wieder erzeugen, kann zwar weder behauptet noch geläugnet werden; mit einigem Rechte könnte aber doch die Verschiedenheit der Ernährungs-

[1]) Neugeborene Kaninchen bilden zuweilen eine Ausnahme, indem bei ihnen einzelne Muskelfasern mit centraler Kernreihe vorkommen.

[2]) Königsberger Zeitschrift, III. Band 1862.

Digitized by Google

bedingungen, unter denen sich das Thier beim Regenerationsprocesse befindet, als für die Zahl der restituirten Fasern von Einfluss gedacht werden. Dieselben Einflüsse machen sich ohne Zweifel auch geltend bei der ersten Ausbildung des Thieres; sie werden die Faserzahl der Muskeln zweier ursprünglich gleich angelegter Frösche modificiren können, ebenso die Grösse des ganzen Thieres, nach der wir in Ermangelung anderer Anhaltspunkte das Alter des Thieres zu bestimmen geneigt sind.

Da sich diese Einflüsse aber gänzlich unserer Controlle entziehen so kann durch vergleichende Zählung nur constatirt werden, dass ein kleiner Frosch mehr oder weniger oder gleich viele Fasern haben kann, als ein grosser. Da jedoch auch dies zu wissen nicht uninteressant ist und die Angaben von Budge und Aeby in dieser Beziehung sich schroff gegenüberstehen, so schien auch mir eine Zählung verschieden grosser Frösche indicirt, zumal dies bei Anwendung meiner Methode leicht ausführbar war. Dieselbe befolgt den von Henle [1]) empfohlenen Weg der Querschnittszählung und zwar des Sartorius, da dieser Muskel bei Fröschen nicht übermässig viele Fasern hat, die sämmtlich parallel verlaufen, sich daher am besten zur Anlegung von Querschnitten eignet.

Zwecks Herstellung brauchbarer Präparate trug ich vom Oberschenkel des in 45 % Spiritus eingelegten Frosches die ganze vor dem Knochen gelegene Musculatur zusammenhängend ab, um jede directe Berührung resp. Verletzung des Sartorius zu vermeiden. Die ganze Muskelmasse wurde dann nach der Flemming'schen Einbettungsmethode mit Seife übergossen. Diese erstarrt peripherisch, bleibt aber in Folge des Wasserreichthums im Muskel in dessen nächster Umgebung flüssig. Nach kurzer Zeit wird das Praeparat aus der Seife entfernt und getrocknet, was nach 12—24 Stunden geschehen ist. Nun ist es leicht, ausgezeichnet feine Schnitte zu machen, und bleibt das Praeparat, ohne jemals so hart zu werden, als einfach getrocknete Muskeln, noch monatlang schnittfähig.

Die Schnitte, unter ein gestütztes Deckglas gebracht, quellen bei Zusatz von Wasser stark auf und zeigen auch die feinsten Fasern sehr deutlich. Vor allzu starkem und desshalb Unregelmässigkeiten, Umlegung von Fasern etc. erzeugendem Aufquellen schützt die Benetzung des Schnittes mit einem Minimum von Glycerin vor dem Wasserzusatze.

---

[1]) Jahresbericht für 1858.

Digitized by Google

Bei jungen Fröschen ist die Zählung der in dieser Weise hergerichteten Schnitte absolut sicher, da die Septa zwischen den einzelnen Primitivbündeln resp. Bündelgruppen viel entwickelter sind als bei erwachsenen Thieren, man kann desshalb mit einer Zeichnung genau der Zählung folgen, während allerdings die Sache bei erwachsenen Thieren mehr Schwierigkeiten macht und das Resultat durch Zählung mehrerer auf einander folgender Querschnitte controllirt werden muss [1]).

Als Versuchsthiere wählte ich einmal die grössten diesjährigen Frösche, deren ich habhaft werden konnte aus einer Zeit, als sie entweder eben den Ruderschwanz abgeworfen hatten oder doch im Begriff standen, ihn abzuwerfen (Ende August). Vereinzelt kamen bei sämmtlichen noch embryonale mit centraler Kernreihe versehene Muskelfasern vor. Diesen stellte ich einen möglichst grossen erwachsenen gegenüber, dem ich anscheinend erwachsene von beliebiger Grösse hinzufügte. Das Resultat der Zählung ist folgendes:

Nr.	Länge von der Nasenspitze bis zum After.	Zahl der Fasern (der Sartorius in der Mitte durchschnitten).
I.	3,5	522
II.	3,6	560
III.	3,7	528
IV.	6,5	450
V.	7,0	433
VI.	7,5	489
VII.	7,8	450
VIII.	9,0	536

[1]) Wenn ich dieser Methode den Vorzug vor der durch Isolation gebe, so geschieht dies, weil ich sie für die bequemste und am schnellsten zum Ziele führende halte. Auch die Sicherheit lässt nichts zu wünschen übrig, während die Sicherheit der Isolationsmethode mit der individuellen Geschicklichkeit des Beobachters correspondirt. Ich will gerne zugeben, dass ich — das Isolationsmittel sei welches es wolle — nicht im Stande bin sämmtliche Sartorius-, viel weniger Gastrocnemiusfasern eines 1,3 Cm. langen Frosches mit Sicherheit zu zählen. Bei älteren Thieren muss die Isolationsmethode gut, sogar sehr gut sein, da Aeby mittelst derselben im Stande war, auf einem Uhrschälchen bei verschiedenen Fröschen eine gleiche Anzahl von Fasern in beiden Sartoriis zu constatiren. Den zur Isolation von Muskelfasern bis dahin, so weit ich weiss, allein benutzten Reagentien, Salzsäure, 35 % Kalilösung, Kalichloric. und Salpetersäure, kann ich übrigens die mir von Herrn Prof. Merkel empfohlene concentrirte Oxalsäurelösung als zwar langsam wirkendes, aber die Muskelfasern sehr wenig angreifendes Mittel hinzufügen.

Digitized by Google

Es besteht, wie man sieht, eine ziemliche Uebereinstimmung in der Zahl der Fasern bei grossen jungen und beim grossen erwachsenen Thiere, während die kleineren erwachsenen Thiere, vielleicht gerade zufällig hier, eine geringere Anzahl Fasern besitzen. Ich bin überzeugt, dass Aeby bei gleicher Auswahl der Frösche zu einem gleichen Resultate gekommen wäre.

Budge's Angaben, denen zu Folge ein 13,5‴ langer Frosch 1395, ein 40‴ langer 4256 Gastrocnemius-Fasern hatte, sind mit den vorliegenden nicht in Einklang zu bringen; ich kann, obwohl wegen des schrägen Fasernverlaufes des Gastrocnemius auser Stande, nach meiner Methode dieselben zu prüfen, sie nicht für zutreffend halten.

Margo's Sarcoplasten habe ich nicht finden können. Weissmann's Beobachtungen beziehen sich ausschliesslich auf Frühlingsfrösche und auf ein durch Nervendurchschneidung und Hunger heruntergekommenes Thier. Die Richtigkeit derselben ist, was Frühlingsfrösche anlangt, inzwischen von Kölliker[1]) bestätigt worden. Doch wird man zugeben müssen, dass die Beobachtung von Regenerationsvorgängen an degenerirten Muskelfasern noch keinen Schluss auf Muskelwachsthum in normalem Zustande erlaubt. Hinsichtlich der von ihm beschriebenen: „dicht an einander gereihten, sich drängenden und desshalb ihre ursprüngliche ovale Form in eine mehr viereckig abgeplattete verwandelnden Kerne", die den Theilungsprocess der Fasern einleiten sollen, ist zu bemerken, dass den geschilderten ähnliche Kernanhäufungen auch in den zum grossen Theile verfetteten Muskelfasern von Froschschwänzen, die dem Untergange nahe sind, zur Beobachtung kommen. So lange Reihen bilden sie allerdings nicht, als die von Weissmann beschriebenen; 12 hinter einander liegend war das Maximum, in anderen Fällen sind es nur 3—6 hinter einander liegende quergestellte Kerne, die ohne Zweifel durch Wucherung der normalen Muskelkerne entstehen. Wenn dies dieselben Bildungen sind, wie die von Weissmann beschriebenen, so geben sie hier wenigstens, wo es sich um Regeneration nicht handeln kann, nur das Signal zur Degeneration. Was endlich die neuesten Beobachtungen von Petrowsky anlangt, so erlauben auch diese keinen sicheren Schluss auf postembryonales Wachsthum. Die von ihm gezogene Grenze von 20—40 Mm. Froschlänge, innerhalb welcher das gleichzeitige Vorkommen aller von ihm eingehend geschilderten embryo-

[1]) Gewebelehre 1867 p. 178.

Digitized by Google

nalen Muskel-Formen zur Beobachtung kommt, reicht viel zu sehr ins embryonale Gebiet hinein, um für postembryonale Vorgänge Entscheidung zu liefern. Bei gegen 40 Mm. langen Fröschen muss ich übrigens gestehen, nie Bildungen, wie sie in einer sehr frühen Larvenperiode vorkommen, gesehen zu haben, d. h. Fasern mit geringer peripherischer Quer- und Längsstreifung und central gelegener Reihe grosser ovaler Kerne mit deutlichen Kernkörperchen. Die embryonalen Fasern, die factisch bei 40 Mm. langen Fröschen spärlich vorkommen, haben eine oder mehrere Reihen sehr schmaler langer Kerne und verhältnissmässig mehr quergestreifte Substanz. Da nun in keinem Stadium des foetalen Lebens, weder bei Fröschen noch bei Säugethieren, sämmtliche Muskeln auf gleicher Entwicklungsstufe getroffen werden, 40 Mm. lange Frösche aber noch auf der Grenze des foetalen Lebens stehen, so ist man ohne Zweifel berechtigt, diese wenigen embryonalen zerstreut zwischen ausgebildeten vorkommenden Fasern als zurückgebliebene und nicht etwa als in der letzten Zeit des embryonalen Lebens neugebildete aufzufassen.

Somit würde das Resultat aus der Untersuchung der Froschmuskeln folgendes sein:

1) Der Muskel eines erwachsenen Frosches enthält nicht mehr Fasern als der eines jungen, letzterer dann untersucht, wenn seine Muskelfasern denselben Grad von Ausbildung erlangt haben, den die Muskeln eines Säugethieres bei der Geburt besitzen.

2) In Folge specifischer Eigenthümlichkeiten des Frosches (die Beobachtungen v. Wittich's als richtig vorausgesetzt), die eine jährlich sich wiederholende Neubildung von Muskelfasern mit sich bringt, kann durch vergleichende Zählung die Frage, ob in der postembryonalen Zeit die Vergrösserung des Muskels in toto allein auf Vergrösserung der vorgebildeten Fasern beruht oder auch auf Vermehrung derselben, an Fröschen nicht mit Sicherheit entschieden werden.

Zur endgültigen Entscheidung dieser Frage können aber Säugethiere mit Erfolg verwandt werden.

Periodischer Untergang der Muskulatur kommt normaler Weise bei unseren Haussäugethieren ebenso wenig wie beim Menschen vor. Eine Neubildung von Muskelfasern ist beim Menschen bis jetzt nur in solchen Fällen beobachtet worden, in denen die Muskeln durch Krankheit, z. B. Typhus, zu Grunde gegangen waren, resp. in abnormen Neubildungen. Um den störenden Einfluss, den

Digitized by Google

Schwankungen in der individuellen Anlage der Zahl der ursprünglich resp. im Laufe des embryonalen Lebens entstandenen Fasern auf das Resultat der Zählung haben könnten, möglichst zu eliminiren, kann man Thiere von derselben Zucht, z. B. Kaninchen aus demselben Stalle, zu Untersuchungsobjecten nehmen. Da die Methode der Zählung dieselbe bleibt, so wird man natürlich möglichst parallelfaserige Muskeln wählen und an genau correspondirenden Stellen die Querschnitte anlegen, da ja hier abweichend vom Froschmuskel (Kölliker) Endigungen der Muskelfasern im Verlaufe des Muskels selbst vorkommen (Rollet).

Bei den Nagethieren eignet sich die Clavicularportion des Sternocleidomastoideus ganz besonders zu dieser Untersuchung, da sie fast in der ganzen Länge von der Sternalportion getrennt, parallelfaserig und nicht übermässig dick ist.

Die Zählung des in der Mitte durchschnittenen Muskels, der hier selbstverständlich isolirt der Seifenbehandlung unterzogen wurde, ergab beim wenige Tage alten, 15 Cm. langen Kaninchen 6115, beim 37 Cm. langen Erwachsenen 6203 und bei einem 40 Cm. 6304 Fasern. Dies Resultat spricht also ganz eclatant dafür, dass eine Neubilduug von Muskelfasern post partum nicht mehr stattfindet. Dass übrigens nicht jede Zählung so übereinstimmende Resultate liefert, ist selbstverständlich; schwächliche Thiere werden eben weniger Fasern haben; dies konnte auch an einem ziemlich alten, aber in seiner Entwicklung aus mir unbekannten Gründen zurückgebliebenen Thiere constatirt werden, das 25 Cm. lang nur 5200 Fasern im Cleidomastoideus besass.

Derselbe Muskel wurde zur Controlle nun auch bei einer neugeborenen und bei einer erwachsenen Maus gezählt; erstere hatte 1107, letztere 1210 Fasern. Hier lag also scheinbar eine wenn auch geringe Vermehrung der Fasern vor; mit mehr Recht ist dieser Befund aber wohl in das Gebiet der individuellen Schwankungen zu bringen, die sich beim Menschen noch in viel auffallenderer Weise bemerkbar machte. Der Querschnitt durch die obere Portion des Omohyoideus eines neugeborenen sehr gut entwickelteu Kindes ergab 20,808 Fasern, der entsprechende Schnitt bei einem durch Selbstmord zu Grunde gegangenen Manne, dessen Muskulatur allerdings nicht sehr stark war, enthielt 14,251 Fasern. Hier möchte wohl der Umstand noch in Erwägung zu ziehen sein, dass Varietäten des Omohyoideus nicht gerade selten sind, wenn auch in diesen beiden Fällen makroskopisch wenigstens ein abnor-

Digitized by Google

mes Verhalten des Muskels nicht bemerkbar war. Keinesfalls kann bes. im Hinblick auf den Befund bei Thieren dieser beträchtliche Ueberschuss an Fasern beim neugeborenen Kinde zu Gunsten der oben erwähnten, von Harting aufgestellten Ansicht, dass post partum die Zahl der Muskelfasern sich vermindere, verwerthet werden.

Aus diesen Zählungen geht übrigens, beiläufig bemerkt, auch hervor, dass die Dicken-Zunahme der Muskeln in toto bei verschiedenen Thieren, natürlich derselben Familie, z. B. der Nager, weit mehr auf Vermehrung der ganzen Fasermasse (1210 : 6324 Cleidomastoideusfasern bei Maus und Kaninchen) als auf Vergrösserung der einzelnen Fasern beruht, obwohl auch letzteres in Betracht kommt. Es verändert sich nämlich die Dicke der Muskelfasern bei verschieden grossen Thieren im Allgemeinen mit der Massenzunahme des ganzen Körpers, wenn auch bei weitem nicht in gleicher Proportion, so dass z. B. die Muskelfasern der Maus im Mittel halb so dick sind, als die des Rindes. Diese Uebereinstimmung der Grösse der einzelnen Muskelfasern mit der Masse des Thierkörpers existirt natürlich nur bei Thieren von gleich weit vorgeschrittener Entwicklung. Eine erwachsene Maus hat doppelt so dicke Muskelfasern als ein neugeborenes Kalb trotz der beträchtlichen Differenz in der Körpergrösse zu Gunsten des letzteren. Die Muskulatur der neugeborenen Maus verhält sich dagegen zu der des neugeborenen Kalbes gerade so wie sich die Muskelfasern beider Thiere im erwachsenen Zustande zu einander verhalten.

Nachdem nunmehr mit Sicherheit festgestellt ist, dass das Wachsthum der Muskeln post partum allein auf Vergrösserung der bei der Geburt vorhandenen Elemente beruht, fragt es sich, wie dieselbe zu Stande kommt.

Harting (l. c. p. 68) lässt sie besonders durch Vermehrung der kleinsten, durch Quer- und Längsstreifung gebildeten Elemente zu Stande kommen, die sich oftmals theilen sollen. Letzteres schliesst er aus dem Umstande, dass in einzelnen Fasern die Querstreifen viel näher an einander liegen als in anderen, somit kleinere, eben aus der Theilung hervorgegangene Elemente abgrenzen. Sämmtliche Elemente sollen sich aber auch im Laufe der Entwicklung etwas, wenn auch nicht viel vergrössern. Nach den neueren Untersuchungen, denen zu Folge diese Elementartheile in den verschiedensten Contractions-Zuständen zur Härtung gelangen, ist es, zumal bei so kleinen Objecten, schwer, über die Richtigkeit der

Digitized by Google

Harting'schen Angabe ein Urtheil zu fällen. So viel ich sehen konnte, bleiben sich die durch Quer- und Längsstreifung gebildeten Elemente sowohl bei Thieren von verschiedenem Alter als von verschiedener Species resp. Grösse ziemlich gleich; diese Uebereinstimmung setzt sich auch, wie es scheint, ins embryonale Stadium fort rückwärts bis zum ersten Auftreten der Querstreifung. Für das embryonale Leben hat das Gleichbleiben der Grösse in sofern nichts Auffallendes, als dann die Volumzunahme der quergestreiften Substanz offenbar durch continuirlich fortschreitende Differenzirung des in der Umgebung der sich theilenden Kerne liegenden Protoplasma's bedingt wird. Es ist also auch ohne Betheiligung der fertig gebildeten quergestreiften Masse für die Zunahme der Muskelfaser gesorgt. Im postembryonalen Leben dagegen nach Schwinden der centralen Kernreihe geht der Process der Neubildung der quergestreiften Substanz so unmerklich vor sich, dass man alsdann eher geneigt sein könnte, der schon fertig gebildeten Muskulatur eine gewisse Rolle bei der Volumzunahme der Faser, sei es nun durch Vergrösserung der einzelnen Elemente, sei es durch Theilung derselben, zuzuschreiben. Viel wahrscheinlicher ist aber immer, dass auch post partum das spärlich um die Kerne gelagerte, sich vielleicht unter Mitwirkung derselben vermehrende Protoplasma die quergestreifte Substanz liefert, zumal da die Kerne bei neugeborenen Thieren ja viel zahlreicher sind, als bei erwachsenen.

Für das Längenwachsthum wenigstens eines Muskels wird diese Vermuthung nach einer Beobachtung, die Herr Prof. Merkel an der Zunge junger Hunde kürzlich machte, fast zur Gewissheit. Es findet sich nämlich dort, wo die Fasern des Genioglossus unter der Schleimhaut des Zungenrückens endigen, eine Anhäufung grosser embryonaler Kerne, eingebettet in körniges Protoplasma in unmittelbarem Anschlusse an die quergestreifte Substanz. Die Kerne sind sehr deutlich durch ovale Form und beträchtliche Grösse von den sonst im Muskel in dieser Zeit vorkommenden unterschieden; ihre Zahl schwankt erheblich in verschiedenen Fasern. Im Hinblick auf das embryonale Wachsthum dürfte es nicht zu gewagt sein, von dieser Protoplasma- resp. Kernanhäufung das Längenwachsthum des Muskels abzuleiten. In anderen Muskeln finden sich derartige Bildungen nicht, und muss ich mich also damit begnügen, in vorliegender Arbeit von neuem den Nachweis geliefert zu haben, dass die Vergrösserung der Faser allein die Massenzunahme des Muskels bedingt.

Digitized by Google

B. Epithel.

Die Angaben über das postembryonale Wachsthum der Epithelien sind ziemlich spärlich. Henle[1]) fand die Pigmentepithelzellen der Chorioidea beim Erwachsenen grösser als beim Neugeborenen. Harting[2]) bestätigte dies und constatirte auf der anderen Seite, dass die Epithelzellen der Trachea des Erwachsenen nicht länger und breiter seien als die des Neugeborenen. Die zu oberst gelegenen Zellen der äusseren Haut fand er bei beiden fast gleich gross, während er bei den Zellen der Bellinischen Röhren der Niere eine geringe Vergrösserung beobachtete. Kölliker[3]) bestätigte Harting's Angabe in Betreff der obersten Hornschichtplatten und fügt hinzu, dass auch die Zellen des Rete Malpighi nicht an Grösse zunehmen. Schweigger-Seidel[4]) giebt Harting hinsichtlich des Epithels der Tubuli recti nur für den innerhalb der Pyramide gelegenen Theil derselben Recht, während die Epithelien in den peripherischen eben neugebildeten Theilen der Sammelröhren bedeutend an Grösse zunehmen sollen.

Perl[5]) fand die Epithelien der Harncanäle beim Neugeborenen und Erwachsenen gleich gross.

Die vorliegende Arbeit berücksichtigt alle bisher durchforschten Epithelformen, an deren Untersuchung sich zur Vervollständigung der Vergleichung die der einfachen Cylinderepithelien des Centralcanales vom Rückenmark und des Darmes, endlich die der Endothelien anreiht.

Weil aber manche Epithelien schon in einer frühen Zeit des embryonalen Lebens ihre definitive Grösse erreichen, andere erst gegen Ende des Wachsthums überhaupt, so wurde des Vergleichs wegen oft auch auf das embryonale Wachsthum von einer gewissen Zeit des embryonalen Lebens an Rücksicht genommen.

---

[1]) Symbolae ad anatomiam villorum intestinalium. Valentin's repertorium III. p. 70.

[2]) l. c. p. 49.

[3]) Mikroskopische Anatomie. II. p. 70. 1850.

[4]) Die Nieren des Menschen und der Säugethiere. Halle 1865. p. 60.

[5]) Virchow's Archiv. Band 56. p. 305.

Digitized by Google

I. Aechte Epithelien.

a) Ungeschichtete.

α) Plattes Pigmentepithel der Chorioidea und Epithel der Descemet'schen Membran; beide frisch, letztere nach vorgängiger Behandlung mit Argentum nitric. untersucht.

Es war leicht, die oben angeführten Beobachtungen von Henle und Harting zu bestätigen und für die Zellen der Descemet'schen Membran das gleiche Verhalten nachzuweisen, und zwar ist die Vergrösserung der Zellen eine so beträchtliche, dass Harting's Schluss, post partum genüge die Vergrösserung der Zellen allein zur Bedeckung der unterliegenden sich vergrössernden Membranen ohne Zweifel als richtig anerkannt werden muss. Wie das postembryonale Wachsthum beider Zellarten parallel läuft, so auch das embryonale von einer gewissen Zeit des Intrauterinlebens an.

Harting fand die Chorioidealpigmentzellen eines 13 Cm. langen menschlichen Embryo fast ebenso gross als die eines neugeborenen Kindes und führt eine Beobachtung Valentin's an, derzufolge dieselben bei einem 4monatlichen Foetus kleiner waren als beim 3monatlichen (6,9—12,4 : 6,4—9,6). Harting erklärt diese Erscheinung so, dass die Zellen des 4monatlichen Embryo durch Theilung der früheren Generation entstanden, zuerst kleiner sein müssen, um erst nach und nach die Grösse der Mutterzellen wieder zu erreichen. Bei einem 8 Cm. langen und bei einem 30 Cm. langen Rindsembryo sind nun, wie die Untersuchung ergiebt, die Pigmentepithelzellen ebenso wie die Zellen der Descemet'schen Membran ebenso gross als beim neugeborenen Thiere, während die Corneadurchmesser der 3 Thiere sich wie 5 : 9 : 15 verhalten, ja es scheint sogar, als ob die Epithelien der Descemet'schen Membran beim 8 Cm. langen Embryo etwas grösser als beim 30 Cm. langen seien, doch sind die Unterschiede so gering, dass sie zum Beweise einer etwaigen Verkleinerung der Zellen durch vorangehende Theilung nicht verwerthet werden können. Damit soll selbstverständlich nicht bezweifelt werden, dass die ante partum mit Nothwendigkeit anzunehmende Zellvermehrung auf Theilung beruht. Aus dieser characteristischen Verschiedenheit des Wachsens vor und nach der Geburt folgt nun auch, dass die Grösse der Zellen der Descemet'schen Haut wenigstens (Rind: 0,026—0,04 Mm. lang, 0,026—0,032 Mm. breit; Hund: 0,022—0,024 Mm. lang, 0,02—0,024 Mm. breit) erst bei erwachsenen Thieren einigermassen proportional

Digitized by Google

ist der Grösse der von ihnen bedeckten Oberfläche, da während des Wachsens individuelle Anlage der Zellengrösse und längere oder kürzere Dauer des embryonalen Lebens fortwährend das Verhältniss der Zellendimensionen zur unterliegenden Fläche ändern.

Ein Rindsembryo z. B. von 8 Cm. Länge hat eine viel kleinere Cornea als ein neugeborener Hund und doch, eben weil er bestimmt ist, im erwachsenen Zustande eine grössere Cornea zu besitzen, grössere Descemetzellen als letzterer (0,016—0,02 : 0,01—0,012 Mm.). Umgekehrt sind sie beim erwachsenen Hunde weit grösser als beim neugeborenen Rinde, obgleich die Corneadurchmesser bei beiden fast gleich gross sind; dem Hunde kam eben die ganze postembryonale Zellvergrösserung zu Statten, während die Descemet'sche Membran des Kalbes in Folge der embryonalen Zellvermehrung ziemlich kleine Epithelzellen behielt. Bis zur vollständigen Entwicklung der Thiere werden aber alle diese Differenzen wieder ausgeglichen und die Grösse der Zellen entspricht im Allgemeinen der Grösse der betreffenden Cornea. Abweichend davon verhalten sich die Pigmentzellen der Chorioidea; ihre Grösse richtet sich nicht nach der Grösse des Auges, wie schon Bruch [1]) hervorhebt, das Kaninchen z. B. hat viel grössere Pigmentepithelzellen als das Rind trotz des bedeutend geringeren Durchmessers eines Kaninchenauges gegenüber dem Auge eines Rindes.

β) Cylinderepithelien: sämmtlich auf Schnittpräparaten nach vorgängiger Härtung in Müller'scher Lösung und Alkohol absol. untersucht.

Was zunächst die Epithelien des Centralcanales vom Rückenmark anlangt, so ergab die Vergleichung derselben an entsprechenden Punkten des Halsmarkes beim Rinde und Kalbe, dass sie an Grösse ziemlich übereinstimmen (0,033—0,04 Mm. lang). Die einzelnen Zellen scheinen aber beim Rinde weniger dicht an einander gedrängt zu stehen, als beim Kalbe; da nun der Durchmesser des Centralkanales sich mit dem fortschreitenden Wachsthume nicht bedeutend vergrössert, so dürfte durch das Dichterstehen der Zellen beim Kalbe hinreichend Material gegeben sein, um die ganze Peripherie des Kanales ohne Neubildung von Zellen zu überkleiden. Das Epithel des Centralkanales blind geborener Thiere, z. B. von Hunden, erinnert noch lebhaft an die foetale Form desselben, wie sie

[1]) Die Pigmente etc.

Digitized by Google

von Bidder und Kupffer[1]) und von Kölliker[2]) beschrieben ist. An der vorderen und hinteren Peripherie des Centralkanales liegen die Zellen nämlich in 2—3 Schichten, also in ähnlicher Weise, wie sie in früherer foetaler Zeit nach jenen Autoren den ganzen Centralkanal umgeben. Der Durchmesser dieser foetalen Schicht, nach Kölliker beim menschlichen Embryo von 4 Wochen 0,086—0,098 Mm. betragend, nimmt nach demselben Autor mit dem fortschreitenden Wachsthume immer mehr an Dicke ab, da die äusseren Zellschichten in den Bereich der grauen Substanz, wie es scheint, gezogen werden. Die Messung ergab beim 2 resp. 3 Cm. langen Rindsembryo, dass auch hier, während das Lumen des Centralkanales sich bedeutend verkleinerte, der eigentlich nur aus mehreren über einander gelagerten Schichten von Kernen bestehende Epithelzellensaum, deren Protoplasma noch nicht scharf gegen einander abgesetzt war, niedriger geworden ist. Er ist jetzt ungefähr so dick (0,033—0,04 Mm.) als post partum der aus einer Lage von Zellen bestehende Saum. (Die Messungen wurden stets an der Seitenwand des Centralkanales vorgenommen.)

Nach und nach bilden sich die Umgrenzungen der Zellen deutlicher aus, sie liegen aber beim 30 Cm. langen Thiere noch immer in mehrfacher Schicht, deren Dicke sich gleich blieb. Es folgt daraus, dass die einzelnen Zellen sich im weiteren Verlaufe des embryonalen Lebens beträchtlich verlängern müssen, um später in einfacher Reihe einen gleich dicken Epithelkranz herzustellen.

Die Vergleichung der Epithelien verschiedener Thierspecies — Rind, Hund, Kaninchen — ergab, dass sie sich analog der zunehmenden Grösse der Thiere vergrössern.

Die Epithelien des Dickdarmes (Colon descendens) sind beim Rinde und neugeborenen Kalbe übereinstimmend mit einander ungefähr 0,033 Mm. lang und 0,007—001 Mm. breit. Ebenso gross waren die Epithelien beim 30 resp. 13 Cm. langen Rindsembryo, auf der Höhe der embryonalen zottenartigen Vorsprünge gemessen, während sie beim 8 Cm. langen Thiere etwas kleiner erschienen. Beim 2 Cm. langen Thiere sind nur in 2—4facher Schicht übereinander gelagerte Kerne vorhanden, die analog den Kernen der Centralkanalepithelien in undeutlich von einander geschiedene Protoplasma-Masse eingelagert in einer Stärke von 0,03—0,045 Mm.

---

[1]) Untersuchungen über die Textur des Rückenmarkes. 1857. p. 100.

[2]) Entwicklungsgeschichte p. 258.

Digitized by Google

das 0,05 Mm. weite Lumen des Darms umgeben. Aehnliches berichtet Kölliker [1]) vom Dickdarmepithel des menschlichen Embryo. In der 9—10. Woche besteht es aus mehrfachen Lagen kleiner Zellen, die in toto 0,45 Mm. dick sind.

Dass die Epithelien des Darms im Uebrigen schon sehr früh ihre definitive Grösse erreichten, beweist er an den Dünndarmepithelien eines 13 Wochen alten menschlichen Embryo, dessen Epithelien schon ebenso gross waren, als die des erwachsenen Menschen. Es fällt somit im Gegensatze zu den Epithelien des Centralkanales die Vergrösserung der einzelnen Epithelzellen des Darms in eine sehr frühe Zeit des embryonalen Lebens; der Epithelsaum, der dort erst bei der Geburt, bei blind geborenen Thieren sogar erst einige Tage nach der Geburt definitiv fertig war, ist hier schon beim 13 Cm. langen Embryo vollendet da; von jetzt an brauchen die Zellen sich nur fort und fort zn theilen, um das rasch grösser werdende Darmlumen continuirlich zu überziehen.

Bei verschiedenen Thieren, grossen und kleinen, variirt die Grösse der Epithelien des Dickdarms fast gar nicht, ein Befund, der isolirt dasteht gegenüber den sonst überall zu beobachtenden Schwankungen in der Grösse der Epithelien.

Was die Epithelien der Sammelröhren anlangt, so ist schon an einem anderen Orte [2]) constatirt, dass sie, an den centralen und peripherischen Enden der Kanäle mit einander verglichen, post partum an Höhe sich gleich bleiben [3]).

Dieselbe Höhe besitzen übrigens die Epithelien an den genannten Stellen schon von einer ziemlich frühen Zeit des embryonalen Lebens an (Rindsembryo 10 Cm. lang); in ganz früher Jugend finden sich, wie auch schon an einem anderen Orte ausgeführt ist, statt ihrer in mehreren Schichten auf einander gelagerte Kernreihen analog den Jugendzuständen der Darm- resp. Centralkanalepithelien.

Bei verschieden grossen erwachsenen Thieren schwankt die Grösse der Sammelrohrepithelien in weiten Grenzen und richtet sich durchaus nicht nach der Grösse der betreffenden Thiere.

---

[1]) Mikroskopische Anatomie. II. 1 p. 200.

[2]) l. c. p. 67.

[3]) Von dieser Regel macht allein das Kaninchen eine Ausnahme, dessen Sammelröhren bei der Geburt am Eintritte in das Nierenbecken mit einem allerdings ausserordentlich hohen (0,045 Mm.) Cylinderepithel ausgekleidet sind, das aber doch etwas niedriger ist als beim Erwachsenen (0,05—0,055).

Digitized by Google

Der Epithelsaum der Trachea endlich ist beim erwachsenen Thiere stets dicker als beim neugeborenen, und zwar ist diese Differenz um so deutlicher, eine je grössere Thierspecies man vor sich hat (beim Rinde 0,018 Mm., beim Hunde 0,015, beim Kaninchen 0,006—0,01 Mm). Die Dicke der einzelnen Zellen scheint im Allgemeinen nicht zuzunehmen; wie viel ihre Länge entsprechend der Verdickung des Epithelsaumes zunimmt, lässt sich bei den vielen Schwankungen in der Längenausdehnung der einzelnen Zellen nicht mit Sicherheit sagen; dass sie aber an Länge zunehmen, wird dadurch bewiesen, dass die Zahl der über einander liegenden Kerne dieselbe bleibt. Dieser Befund weicht von dem oben angeführten Harting's ab, der die einzelnen Zellen wenigstens — vom ganzen Epithelsaume sagt er nichts — nicht vergrössert fand. Seine Angaben in Betreff der embryonalen Vergrösserung der Zellen beim Menschen gelten auch für Thiere, die Zellen sind beim 32 resp. 7 Cm. langen Rindsembryo entschieden kürzer als beim neugeborenen (0,04 Mm., neugeborenes Thier 0,05, erwachsenes 0,07). Noch weiter rückwärts werden auch hier die Zellen undeutlicher und umgeben in einem sehr verschieden dicken Saume das Lumen der Trachea (nach der Wirbelsäule zu 0,038, nach vorne zu 0,023 Mm. hoch). Die Tracheaepithelzellen verlängern und vermehren sich dem zu Folge so lange, als das Individuum überhaupt noch wächst, im Gegensatze zu allen anderen genannten Cylinderepithelien. Mit dem Centralkanalepithel stimmt das Tracheaepithel dagegen in sofern überein, als es bei verschiedenen Thieren grösser oder kleiner ist je nach der Grösse des Thieres (Rind 0,07, Hund 0,06, Kaninchen 0,04 Mm. im Mittel hoch).

b) Geschichtete Epithelien.

Die Untersuchung geschah auch hier nach vorgängiger Behandlung mit Müller'scher Lösung und Alkohol absolutus.

Die oben angeführten Beobachtungen Harting's und Kölliker's hinsichtlich des Wachsthums des äusseren Hautepithels lassen sich auch für analoge Schleimhautepithelien, z. B. Mundhöhlen- und Conjunctivalepithel, bestätigen, wenn auch die untersten Zellen des Rete Malpighi als undeutlich abgegrenzte Gebilde einer genauen Messung beträchtliche Schwierigkeiten entgegenstellen.

Digitized by Google

Abweichend vom gewöhnlichen Entwicklungstypus der geschichteten Epithelien ist das Wachsthum des vorderen Corneaepithels. Die zu oberst gelegenen Zellen sind zwar beim Neugeborenen und Erwachsenen ziemlich gleich gross; die beträchtliche Zunahme der Epithelschichten, mittelst derer die Dicke des ganzen Epithelstratums auf das Dreifache gesteigert wird, ist beiden Epithelformen gemeinsam; die unterste Zellschicht aber nimmt beträchtlich, wenn auch nicht an Dicke, so doch an Länge zu, und zwar in letztgenannter Richtung fast um das Doppelte (beim Rinde 0,03 : 0,05 Mm., Hund 0,01 : 0,026 Mm.). Entsprechend, wenn auch weniger energisch, verlängern sich auch die nächst oberen Zellen, so dass hier nicht allein Zellvermehrung, sondern auch Zellvergrösserung das Dickerwerden der Epitheldecke bedingen. Da aber die Dicke resp. Breite der untersten Zellen im Gegensatze zu den ihnen gegenüber liegenden der Descemet'schen Membran nur unbedeutend zunimmt, so muss bei der stetig fortschreitenden Vergrösserung der Cornea wahrscheinlich durch Längstheilung eine Vermehrung der Corneazellen angenommen werden.

Eine geringe Differenz zwischen blind und sehend geborenen Thieren ist auch am Corneaepithel zu beobachten. Die oberflächlichsten Epithelien sind bei den letzteren gerade so gross, als bei erwachsenen, bei blind geborenen Thieren dagegen in einzelnen Exemplaren gleich post partum grösser, als man sie bei älteren Thieren sieht.

Diese Differenz gleicht sich aber alsbald nach der Oeffnung der Augenlider ohne Zweifel durch Abstossung der oberflächlichst gelegenen Zellschicht wieder aus.

Die embryonale Entwicklung des Haut- und Corneaepithels zeigt ähnliche Unterschiede, als die postembryonale. Was zunächst die Epidermis der äusseren Haut anlangt, so giebt Kölliker an, dass sie bei einem 5wöchentlichen menschlichen Embryo aus zwei Schichten von Zellen bestanden habe, von denen die obere binnen Kurzem absterbend (0,027—0,045 Mm. waren die obersten Zellen gross) alsbald durch eine neue, aber aus kleineren Zellen bestehende ersetzt werde. Beim 15wöchentlichen Embryo sind diese oberflächlichen Zellen 0,02—0,027 Mm. gross und halten sich von nun an fast auf gleicher Grösse (beim Neugeborenen sind sie 0,027 bis 0,036, beim Erwachsenen 0,018—0,036 Mm. gross). Dagegen sind die untersten Zellen des Rete Malpighi immer gleich an Grösse (0,007—0,009 mit 0,035—0,005 Mm. grossen Kernen). Für Thiere,

Digitized by Google

speciell Rinder, gelten diese Angaben nur theilweise. Die Epidermis eines 2 Cm. langen Rindsembryo besteht aus 2 Schichten, zusammen 0,01 Mm. dick. Die zu oberst gelegene Schicht besteht aus 5- oder 6eckigen, oft scharf, oft weniger scharf contourirten Zellen, deren grösster Durchmesser zwischen 0,015—0,025 Mm. schwankt; ebenso stark differirt die Grösse der Zellkerne (0,007 bis 0,012). Die zweite Schicht enthält verschiedene Elemente. Einmal Zellen mit relativ bedeutender Masse von Protoplasma, das scharf gegen das der Nachbarzelle abgesetzt ist; der Durchmesser dieser Zellen ist im Mittel 0,016 Mm., der des Kernes 0,01. Eine zweite Art von Zellen zeigt nur einen ganz schmalen Protoplasmasaum, der aber noch immer vom Protoplasma der umgebenden Zellen abgegrenzt ist. Endlich kommen aber auch isolirte Kerne in eine anscheinend mehr homogene Grundsubstanz eingebettet vor. Uebergänge von einer Form zur anderen kommen ebenfalls zur Beobachtung, so dass der Gedanke, hier verschiedene Entwicklungsstadien von Zellen vor sich zu haben, nahe liegt. Diese Zusammensetzung der Epidermis aus 2 Schichten erhält sich noch längere Zeit; beim 7 Cm. langen Thiere findet man auch noch 2 Schichten, doch haben sich die oberflächlich gelegenen Zellen etwas, wenn auch nicht ganz entsprechend der Verlängerung des Thieres vergrössert (0,025—0,045); die zweite Schicht scheint nun aber gänzlich aus kleinen Zellen mit scharf abgesetztem Protoplasma gebildet zu werden. Beim 19 Cm. langen Thiere liegen aber schon 4—5 Zellschichten übereinander, und zwar haben sich die oberflächlich gelegenen ungefähr entsprechend der Massenzunahme des Thieres vergrössert, erreichen zum Theil den beträchtlichen Durchmesser von 0,08 Mm. Die Grenzen dieser Zellen sind noch eben so scharf wie früher, doch die Kerne zeigen sich verändert. Statt eines Kernes findet man häufig 2 oder 3 dicht beisammen liegende, oft noch an den einander zugekehrten Seiten abgeplattet, oft aber auch ganz rund, offenbar aus einer Theilung des früher einzigen Kernes hervorgegangen. Mit fortschreitendem Wachsthum vergrössern sich diese Zellen immer mehr; beim 30 Cm. langen Thiere sind sie zum Theil zu wahren Riesenzellen von 0,148 Mm. Durchmesser angewachsen. Andere Zellen derselben Schicht sind allerdings bedeutend kleiner geblieben, die kleinsten sind 0,05—0,06 Mm. gross. Die zunächst darunter liegende Schicht besteht schon aus verhältnissmässig kleinen Zellen, die kaum so gross sind als die der oberflächlichen Schicht beim 7 Cm. langen

Digitized by Google

Thiere. Die zu unterst gelegene Schicht hat, so weit sich dies an senkrecht zur Oberfläche der Haut geführten Schnitten constatiren lässt, keine grösseren Elemente als früher.

Dieser Befund weicht also von dem Kölliker's dadurch ab, dass sich hier die oberflächlichen Zellen entsprechend dem fortschreitenden Wachsthume des Thieres vergrössern, während sie beim Menschen bald das Maximum an Grösse erreicht haben. Ferner erkennt Kölliker in den Gebilden der untersten Schicht stets Zellen mit Kernen, die um die Hälfte kleiner sind, als die Zelle selbst, während sich beim Rinde oft nur Kerne mit geringer Zwischensubstanz zeigen. Ein Untergang der primär gebildeten oberflächlichen Zellschicht kam nicht zur Beobachtung; vielleicht dass dies beim Rinde in einer noch früheren Periode des embryonalen Lebens eintritt, und das mir vorliegende Stratum kleiner Zellen schon einer zweiten Generation entstammt. Dass übrigens beim Rinde später auch die als Riesenzellen bezeichneten Gebilde zu Grunde gehen, wird dadurch bewiesen, dass die oberflächlich gelagerten Epidermisschuppen beim neugeborenen resp. erwachsenen Thiere weit kleiner sind (0,03—0,05 Mm.). Wann dieser Untergang eintritt, resp. wie lange die Zellen noch fortwachsen, kann ich leider aus Mangel an Material nicht angeben.

Nicht uninteressant ist nun, dass gerade an diesen grossen dem Untergange geweihten Zellen eine vorgängige Theilung des Kernes zur Beobachtung kommt. Da nun diese Kerntheilung erst eintritt, wenn die Zelle eine bestimmte Grösse erreicht hat, auch, so weit ich sehen konnte, von keiner Theilung der Zelle gefolgt ist, — wie denn auch die Vergrösserung der einzelnen Zellen vollkommen ausreicht, die Oberfläche des Körpers stets mit einem ununterbrochenen Stratum von Zellen zu überziehen, so ist dies Phaenomen wohl als Zeichen einer regressiven Metamorphose aufzufassen analog der Kerntheilung bei den degenerirenden Muskelfasern.

Derselbe Vorgang der Kerntheilung leitet aber nach allgemeiner Annahme bei den Epithelien auch die progressive Metamorphose, die Vermehrung der Zellen durch Theilung ein; danach würde die Theilung des Kernes also zwar etwas Nothwendiges, aber nichts für das weitere Schicksal der Zelle Bestimmendes sein, sondern das Verhalten der Zellen selbst giebt erst den Ausschlag, ob progressive oder ob regressive Metamorphose zu Stande kommen soll.

Digitized by Google

Im Gegensatze zu den oberflächlichen Zellen der äusseren Haut schliesst sich die embryonale Entwicklung der zu oberst gelegenen Zellen der Bowman'schen Membran eng an den von Kölliker beschriebenen Entwicklungsgang der oberflächlichen Zellen der menschlichen Haut an. Beim 2 resp. 7 Cm. langen Rindsembryo weicht Corneaepithel vom Hautepithel wenig ab. 2 Schichten hier wie dort, nur sind beim 7 Cm. langen Thiere die oberflächlichen Zellen entsprechend ihrer im postembryonalen Leben zu beobachtenden Form mehr rundlich resp. unregelmässig, so dass sie schon in einer so frühen Foetalperiode einigermassen als Corneazellen kenntlich sind. Central sind sie etwas kleiner als peripherisch am Uebergange von der Cornea zur Sclera; dort haben sie ungefähr dieselbe Grösse, als die benachbarten Zellen der Conjunctiva. Die zweite Schicht besteht analog der an der äusseren Haut geschilderten z. Th. aus Kernen mit Zwischensubstanz, z. Th. aus Zellen. Mit dem fortschreitenden Wachsthume des Embryo vergrössert sich auch hier die Zahl der Schichten, nur langsamer als auf der äusseren Haut, vergrössern sich die oberflächlichen Zellen, aber vergrössern sich auch die zu unterst gelegenen Gebilde und werden als deutliche Zellen sichtbar. Bald aber haben die zu oberst gelegenen Zellen das Maximum an Grösse erreicht, wenn ein solcher Schluss erlaubt ist, aus dem Befunde beim 32 Cm. langen Embryo, dessen oberflächlich gelegene Zellen dieselbe Grösse haben, wie die des neugeborenen resp. erwachsenen Thieres; sie sind jetzt bedeudend kleiner als dieselben Zellen der äusseren Haut. Die oben erwähnte Beobachtung an blind geborenen Thieren scheint allerdings darauf hinzudeuten, dass eventuell die Vergrösserung noch eine Zeit lang fortschreitet, dass diese grossen Zellen aber unmittelbar nach der Geburt abgeworfen werden. Inzwischen wachsen die untersten Zellen stetig in die Länge weiter, so dass sie bei der Geburt des Thieres 0,026—0,033 Mm. lang und 0,01—0,013 Mm. breit sind, während die Zahl der Schichten sich auf 6—8 vermehrt hat. So trägt also auch ante partum wie post partum die Verlängerung der untersten Zellen zur Herstellung eines dickeren Epithelstratums bei.

Hinsichtlich des Corneaepithels dürfte vergleichend-anatomisch hervorzuheben sein einmal die mit der Vergrösserung der Thiere zunehmendene Zahl der Zellschichten, wodurch je grösser das Thier ein immer dickeres Epithelstratum geschaffen wird (Hund 10 Schichten = 0,084 Mm. dick, Rind 20 Schichten übereinander

Digitized by Google

= 0,165 Mm.). Dem gleichen Zwecke dient die in analoger Reihe aufsteigende Verlängerung der untersten Cylinderzellen (Rind 0,05 Mm., Hund 0,026 Mm. lang), während die oberflächlich gelegenen Zellen überall bei den beobachteten Thieren gleich gross sind.

Letzteres gilt auch für Kaninchen, während die schon früher hervorgehobene Tendenz zur Bildung langer Cylinderzellen, wie sie sich an den Sammelrohrepithelien zeigt, auch die untersten Schichten des Corneaepithels wesentlich abweichend von denen anderer Thiere gestaltet. Hier ersetzt eine Lage langer Zellen (0,04 bis 0,045 Mm.), an die sich höchstens eine zweite rundliche anschliesst, sämmtliche nicht platte Zellen anderer Thiere; an sie schliessen sich ganz plötzlich die platten Zellen an, so dass die Epitheldecke in toto doch nur 0,052—0,06 Mm. dick ist. So weit mein spärliches Material einen Einblick gestattet, unterscheidet sich die Entwicklung dieser Cylinderzellen in nichts von der oben beschriebenen bei anderen Thieren.

II. Endothelien

an frischen Präparaten nach vorgängiger Behandlung mit Argentum nitric. gemessen.

a) Endothelien des Mesenterium vom Dünndarm.

Sie sind beim neugeborenen Thiere ebenso gross als beim erwachsenen; diese Uebereinstimmung in der Grösse erstreckt sich noch weit ins embryonale Leben hinein; beim 7 Cm. langen Rindsembryo scheinen die Endothelzellen sogar etwas grösser zu sein, als beim erwachsenen Thiere (0,026—0,04 lang, 0,016—0,03 breit). Dies beruht aber ohne Zweifel auf der grösseren Menge elastischer Fasern im Mesenterium des erwachsenen Thieres, das unter dem Deckglase sich energischer zusammenziehend die ihm aufliegenden Zellen kleiner erscheinen lässt. Beim 2 Cm. langen Embryo erscheint dagegen das Mesenterialendothel in Form von 0,009 Mm. breiter und 0,007 Mm. hoher cubischer Zellen, so dass also in einer frühen Zeit des embryonalen Lebens neben der Vermehrung der Endothelien eine beträchtliche Vergrösserung nach 2 Dimensionen Hand in Hand mit einer Abflachung in der dritten stattfindet, während später analog dem Darmepithel nur noch Vermehrung beobachtet wird.

Digitized by Google

Bei grossen und kleinen Thieren verschiedener Species existirt kein merklicher Unterschied in der Grösse der Endothelien; Maus und Rind differiren in dieser Beziehung nicht.

b) Gefäss-Endothelien erhalten sich wenigstens von einer gewissen Zeit des embryonalen Lebens an ganz analog den Endothelien des Mesenteriums. Beim 18 Cm. langen Rindsembryo sind die Endothelien der Vena cava inferior eben so gross als beim neugeborenen resp. erwachsenen Thiere und sind beim Kaninchen nicht kleiner als beim vorhergenannten Thiere (0,024—0,06 Mm. lang, 0,018—0,033 Mm. breit).

Aus Vorstehendem ergiebt sich nun zunächst, dass die Entwicklung der einzelnen zu einer Gruppe gehörenden Epithelien mehr oder weniger von einander abweicht.

Die Entwicklung der platten Epithelien läuft verhältnissmässig noch am meisten parallel. Rechnet man aber zu diesen die Endothelien hinzu, wozu man bei der gleichen Genese der Belegzellen der Descemet'schen Membran und des Peritonaeum berechtigt ist, so hört der Parallelismus sofort auf. Die Cylinderzellen haben gemeinsam den Ursprung aus über einander gelagerten Kernschichten; ihre weitere Entwicklung differirt in sofern, als die einen nur kurze Zeit, die anderen sogar sehr lange Zeit brauchen, um die definitive Form zu erreichen. Ebenso ist das geschichtete Epithel der äusseren Haut und der Hornhaut nur in der ersten Anlage gleich, um alsbald einen differenten Entwicklungsgang einzuschlagen.

Fragt man nun nach den Gründen, welche die verschiedene Entwicklung der zu einer Gruppe gehörenden Epithelformen bedingen, so muss von vorne herein der sonst nahe liegende Gedanke, dass der Ursprung der Zellen aus einem bestimmten Keimblatte von Einfluss auf die weitere Entwicklung sei, aufgegeben werden. Das Epithel der Descemet'schen Membran und das Endothel der Peritonaealhöhle gehen beide aus demselben Keimblatte hervor, doch der Modus ihrer Entwicklung ist ein ganz verschiedener; umgekehrt geht das Darm- resp. Trachealepithel aus dem untersten Keimblatte, das Epithel des Centralkanales aus dem obersten hervor, und doch ist ihre Entwicklung eine analoge und differirt nur hinsichtlich der Zeit, welche die einzelnen Epithelzellen bis zu ihrer definitiven Ausbildung brauchen. Diese verschiedene Länge der Entwicklungsperiode steht aber in gar keinem Zusammenhange mit dem Ursprunge aus diesem oder jenem Keimblatte, da ein

Digitized by Google

Theil der aus dem unteren Keimblatte hervorgehenden Epithelien weit früher, ein zweiter weit später seine definitive Grösse erreicht, als das aus dem oberen Keimblatte stammende.

Wenn also die Genese nicht die fernere Entwicklung bestimmt, so bleibt nur übrig, das die Zellen nach ihrer Entstehung umgebende Medium, speciell den Boden, auf dem sie stehen, für die Differenzen in der Entwicklung verantwortlich zu machen.

Für die aus dem mittleren Keimblatte hervorgehenden, ebenso für einen Theil der aus dem oberen ihren Ursprung nehmenden Zellen lässt sich dieser Einfluss nachweisen.

Wie oben erwähnt, sind die Endothelzellen vom neugeborenen und erwachsenen Thiere gleich gross; sie müssen sich also fortwährend vermehren, um stets das unterliegende sich vergrössernde Gewebe zu decken; denselben Zweck erreicht das Epithel der Descemet'schen Membran durch Vergrösserung seiner einzelnen Elemente. Dass die Vermehrung der Zellen durch Theilung etc. eine grössere vitale Energie voraussetzt als die einfache Ausdehnung, ist wohl nicht zweifelhaft. Diese Energie ist aber abhängig von der Ernährung der Zelle, welche vermittelt wird durch das unterliegende Gewebe. Zellen, die einem reich von Blutgefässen durchzogenen Stratum aufsitzen, wie die Peritonaealzellen, sind deshalb bequem im Stande, neue Generationen zu produciren; Zellen, welche einer hyalinen Membran zunächst aufliegen, welche ein blutgefässloses Organ begrenzt, ihre Ernährung folglich nur mühsam bewerkstelligen können, begnügen sich mit einfacher Ausdehnung; ja, sie sind gar nicht mehr fähig, sich zu vermehren, wie dies die interessanten Experimente Zielonko's [1]) beweisen; die Zellen der Descemet'schen Membran vom erwachsenen Frosche in den Lymphsack eingebracht, waren nie mehr zu finden, während die Endothelien des Mesenteriums mit deutlichen Proliferationserscheinungen wiedergefunden wurden. Während des embryonalen Lebens besitzen dagegen die Zellen der Descemet'schen Membran dieselbe Fähigkeit zur Proliferation, wie die Endothelzellen des Mesenteriums, die sich ja, wie oben erwähnt, nicht vergrössern. Sie befinden sich eben im embryonalen Leben unter viel günstigeren Ernährungsbedingungen, da die Gefässe, welche die Linsen umspinnen, in ihrer nächsten Nähe liegen und ihnen ebenso gut Nahrungsmaterial zuführen werden als der Linse. Es ist nicht un-

[1]) Schultze's Archiv. X. III. p. 351.

Digitized by Google

wahrscheinlich, dass der experimentelle Nachweis von ihrer Proliferationsfähigkeit in der von Zielonko angegebenen Weise gelingen wird, eine Untersuchung, die zur geeigneten Zeit angestellt werden soll.

Wie das an der Innenfläche der Cornea gelegene Epithel augenscheinlich beeinflusst wird durch die Beschaffenheit des Bodens, auf dem es ruht, so auch das Epithel der Aussenfläche. Auch hier wird durch Zellvergrösserung Hand in Hand mit Zellvermehrung das erreicht, was auf der äusseren Haut durch den letztgenannten Vorgang allein ermöglicht wird, die Verdickung des Epithelstratum. Durch diese Art der Verdickung wird zu gleicher Zeit eine für Licht möglichst durchgängige Epithelschicht geschaffen, da durch Verminderung der Zahl der auf einanderliegenden Zellen auch die Zahl der das Licht etwa ableitenden Flächen den Zellgrenzen entsprechend vermindert wird. Dies aber als Grund für die vom Hautepithel abweichende Bildung des Corneaepithels anzusehen, würde reine Teleologie sein und dürfte keine Anerkennung finden. Es scheint vielmehr die Annahme nicht ungerechtfertigt, dass die auf der einen Seite stattfindende Umwandlung der embryonalen Zellen in Cylinderzellen, andererseits das Stehenbleiben auf embryonaler Stufe allein bedingt sei durch erst im Laufe der Entwicklung sich geltend machende Einflüsse, dass also die Zellen bei ihrer ersten Anlage nichts Specifisches haben, ebensowenig als die aus dem mittleren Keimblatte entsprossenen.

Diese Zellen sind es leider auch nur allein, bei denen die besondere Structur ihres unterliegenden Gewebes den Versuch gestattete, den Modus ihres Wachsthums zu erklären. Den von einander abweichenden Entwicklungsgang der übrigen oben berücksichtigten Zellen zu erklären, dürfte zu weit ins Gebiet der Hypothese führen, um hier gerechtfertigt zu sein.

Für einzelne Zellarten glaube ich aber den Nachweis geführt zu haben, dass es nicht die Genese ist, auf die es bei der Entwicklung ankommt, sondern nur der Platz, auf dem sie stehen; eine embryonale Zelle aus der zweiten, tiefern Schicht der Oberhaut auf die Cornea verpflanzt, würde sich zur Cylinderzelle ausbilden; umgekehrt die analoge Zelle von der Cornea auf die äussere Haut versetzt, würde ihren embryonalen Character dauernd beibehalten.

Digitized by Google

Technische Notiz.

Von

Fr. Merkel.

Gelegentlich meiner letzten Untersuchung über den Trigeminus machte ich von einer neuen Art der Doppelfärbung Gebrauch, die sich vortrefflich bewährte. Die benutzte Flüssigkeit färbt roth und blau und besteht aus Indigcarmin und Carmin.

Die von Thiersch[1]) empfohlene Indigcarminlösung wird mit so viel alkalischer Carminlösung versetzt, bis sie eine violette Farbe annimmt. Hat das Carmin zu wenig Ammoniak, dann fällt es beim Zugiessen körnig aus. Doch schadet dies weiter nichts, da durch nachträglichen Zusatz von Liqu. amm. caust. der gebildete Niederschlag wieder gelöst wird. — Eine solche Mischung hält sich in einer mit Glasstöpsel verschlossenen Flasche nun bereits mehrere Monate.

Bei der Anfertigung der Gehirnpräparate wird ganz in derselben Weise verfahren, wie ich es in der Vorrede zu Henle's Nervenlehre ausführlich beschrieb, nur wendet man statt einfacher Carminlösung die Indigcarmin-Carminmischung an. Es zeigt sich nun, dass alles roth gefärbt ist, mit Ausnahme des Nervenmarkes und — merkwürdigerweise — der rothen Blutkörperchen. Ersteres ist gewöhnlich himmelblau tingirt, während letztere eine mehr grünliche Farbe zeigen. In einem guten Präparate findet sich kein einziges ungefärbtes rothes Blutkörperchen.

Besonders empfehlenswerth ist die Methode für topographische Untersuchungen, z. B. für Verfolgung von Nervenwurzeln und dergleichen, indem sich die Schnitte nicht nur für die Betrachtung

[1]) Frey, Microscop. Vierte Aufl. 1871. p. 90.

Digitized by Google

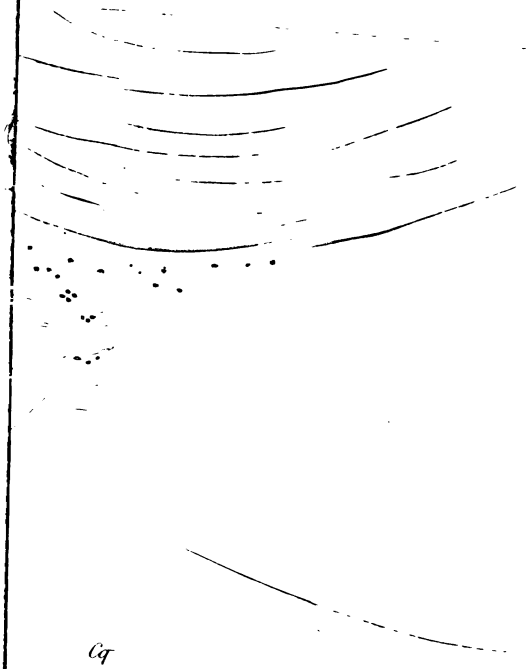
mit blossem Auge und ganz schwache Vergrösserungen, sondern auch für Detailuntersuchungen mit starken Linsen eignen. Auch zur Herstellung von Vorlesungspräparaten kann man sich kaum eine bessere Methode denken. Schnitte vom Kleinhirn oder vom Rückenmark geben sehr instructive Bilder. Die Eigenschaft der Mischung, rothe Blutkörperchen zu färben, schien für eine ganze Reihe von Untersuchungen von grösster Wichtigkeit zu sein, aber leider bewährte sie sich nur für das Gehirn. In anderen Organen nehmen die Blutkörperchen entweder gar keine oder nur eine sehr schwache und unregelmässige Färbung an. Es muss also die Anziehung des Indigcarmins zu den rothen Blutkörperchen wohl durch Veränderungen hervorgerufen werden, die sich hier schon vor der Färbung geltend gemacht haben.

Versuche mit anderen Gewebstheilen haben im Ganzen eine geringe Ausbeute ergeben, nur für Knochen, speciell für Ossification eignet sich die Indigcarmin-Carminfärbung in hohem Maasse. Der zu färbende Schnitt wird einfach einige Minuten in die Mischung gelegt und dann gut ausgewaschen. An Knochen, die mit Müllerscher Lösung und Salzsäure entkalkt sind, färbt sich nur die ächte, fertige Knochensubstanz blau, während alles andere roth wird. Es ist diese Färbung eine sehr instructive Ergänzung zu der von Strelzoff und Kölliker vielbenutzen Doppelfärbung mit Carmin und Hämatoxylin. Sehr schön zeigt sich, wie die eben verknöchernden Osteoblasten noch roth erscheinen, während an dem Uebergang in den älteren Knochen allmälig und zuerst verwaschen die blaue Farbe auftritt.

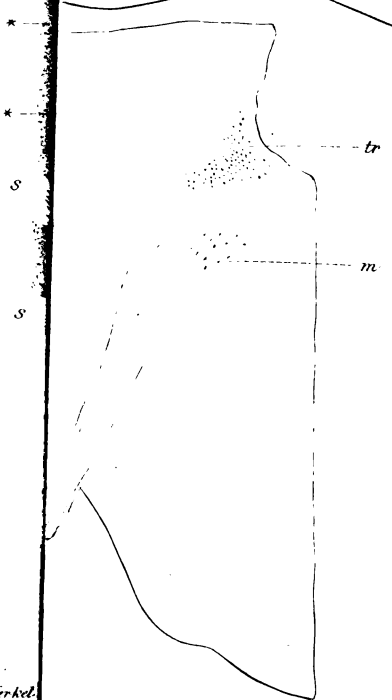
Alle in der beschriebenen Weise behandelten Präparate müssen in Canadabalsam eingelegt werden, da Glycerin die blaue Farbe ziemlich rasch auszieht.

Digitized by Google

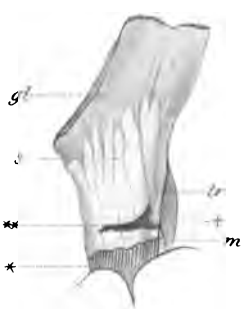
Digitized by Google



Cq



6.

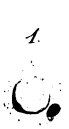


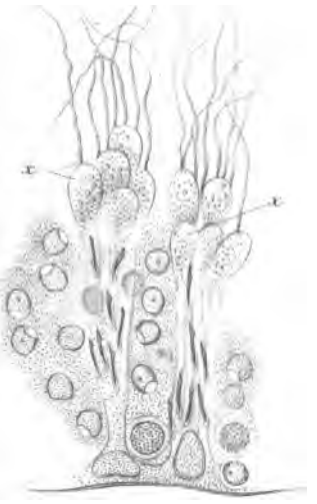
Merkel.

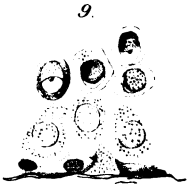
W. Grohmann sc.

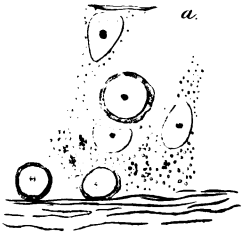
Digitized by Google

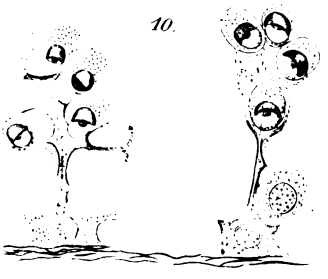
Digitized by Google

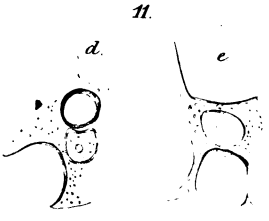


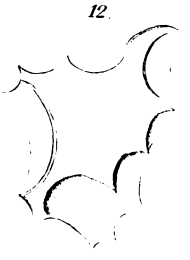












Merkel del.

W. Grohmann sc.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

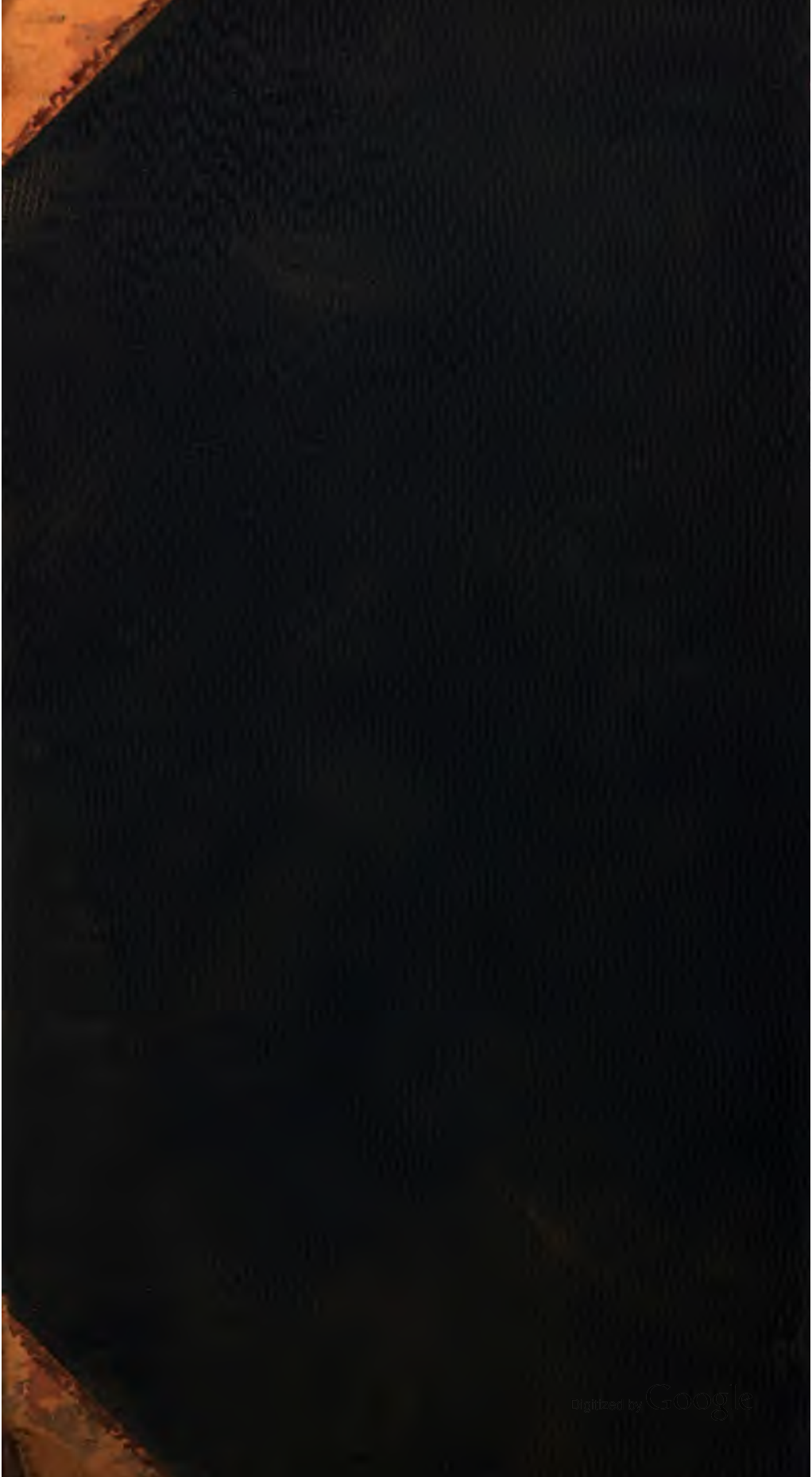
Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google


Digitized by Google